

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra zoologie**



**Vliv chemické signalizace na chování švába *Amazonina platystylata* (Blattodea: Ectobiidae)**

**The Influence of Chemical Stimuli on the Behaviour of the Cockroach *Amazonina platystylata* (Blattodea: Ectobiidae)**

Diplomová práce

**Bc. František Jůna**

Školitelka: Mgr. Zuzana Varadínová

Konzultantka: Mgr. Blanka Vlasáková Ph.D.

Praha, 2015

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně pod vedením školitelky Mgr. Zuzany Varadínové a konzultantky Mgr. Blanky Vlasákové Ph.D. a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 14. 8. 2015,

Podpis

## Poděkování

Za pomoc a rady při sběru dat, vymýšlení designu pokusů a dalších činnostech, spojených s vypracováním mé diplomové práce vděčím velkému množství lidí. Na prvním místě musím poděkovat své školitelce, Mgr. Zuzaně Varadínové, za neuvěřitelnou trpělivost se kterou vedla mou diplomovou práci. Velké díky patří Mgr. Blance Vlasákové Ph.D., objevitelce vztahu mezi opylovačem – švábem a opylovanou klusí. Blance vděčím za možnost věnovat se takto zajímavému tématu a možnost získat výsledky z terénní práce. Bez její podpory by tato práce nemohla vzniknout. Nesmím také opomenout zbytek týmu účastnícího se terénního výzkumu, tedy Jana Pince a Veroniku Chroustovou, kteří byli nesmírně nápomocní při sběru dat a zvířat v terénu. Další dík patří mému kolegovi Mgr. Michaelu Kotykovi za pomoc při denních kontrolách pokusných zvířat, jenž by bez jeho pomoci byly velmi náročné až neproveditelné. Také musím poděkovat kamarádům za jejich psychickou podporu při sepisování této práce. Rád bych také poděkoval všem ostatním, se kterými jsem měl tu čest během výzkumu spolupracovat nebo se s nimi aspoň setkat. V neposlední řadě patří můj dík také rodině za výborné zázemí a podporu mého zájmu o přírodu a toleranci k mým zálibám.

Výzkum byl financován především projektem Blanky Vlasákové, GA ČR P505/12/P039 „Důsledky opylování šváby na reprodukční úspěch rostlin“ a také z projektu GA UK č. 387915 „Vliv chemické signalizace v polinačním vztahu švába *Amazonina platystylata* a rostliny *Clusia blattophila*“.

## Abstrakt

Švábi nepatří mezi běžné opylovače, přesto se několik druhů tohoto řádu na opylování podílí. Jedním z těchto druhů je šváb *Amazonina platystylata*, který opyluje klusii *Clusia blattophila*. Tato klusie je endemitem a dominantou na Nouragues inselbergu.

Vzhledem k ojedinělosti tohoto vztahu, jsem chtěl prozkoumat behaviorální odpověď švába na vůni květů či jejich složku. Květy této klusie se liší ve složení vůně mezi pohlavími, i mezi různými stádii květu. Dominantní složkou vůně samčího květu je acetoin, u samičího květu je tato látka zastoupená méně. Švábi *A. platystylata* reagují na acetoin, ale i na celkovou samčí vůni květů. Po experimentálním dodání acetoinu ke starším samičím květům se zvýšil počet návštěv opylovačů na úroveň samčího květu. Při behaviorálním pokusu v laboratorních podmínkách se zdála být vůně samčích květů pro šváby atraktivní, avšak při porovnání se samičí vůní se rozdíl neprojevil. Výsledky, získané pokusy s vůní čerstvých samičích květů, byly poněkud rozporuplné.

Informace o biologii *A. platystylata* doposud nebyly publikovány. Proto jsem se zaměřil především na charakteristiky rozmnožování. Také žlázy u tohoto druhu doposud nebyly popsány. Na 1. tergitu je evaporatorium a morfologická modifikace se vyskytuje na 7. a 8. tergitu a mohla by být spojena se žlázou. Evaporatorium i modifikace jsou přítomny u obou pohlaví.

## Klíčová slova

Opylování, klusie *Clusia blattophila*, *Amazonina platystylata*, chemická komunikace, reprodukční biologie, morfologie

## **Abstract**

Cockroaches are not considered typical plant pollinators, however, there are some exceptions to this rule. One of them is the South American species *Amazonina platystylata*, which is known for pollinating a dioecious shrub *Clusia blattophila*. This clusia is quite abundant on the Nouragues inselberg in French Guyana and is endemic there.

In my research I was focused on the plant-animal communication. The aim of this thesis was to find possible behavioural response to the flower scent of clusia or to the compounds of flower scent, as clusia flowers differ in compounds of scent. Male flowers produce acetoin as a major compound. This compound is also found in female flowers but only at lower levels and in the first night of flowering. When acetoin was added to two days old female flowers, the amount of cockroaches' visits in such flowers increased to the same level as observed on male flowers.

Until now there were no records about biology of this cockroach species and neither was morphology of their glands described. I have found out that both males and females of *A. platystylata* have tergal modification on the 7<sup>th</sup> to 8<sup>th</sup> tergite; a modification that could be connected to their glands. Evaporation plate on the first tergal shield in *A. platystylata* is described in this thesis for the first time.

## **Key words**

Pollination, clusia *Clusia blattophila*, *Amazonina platystylata*, chemical communication, reproduction, morphology

# 1. Obsah

1. Obsah .....	1
2. Úvod.....	3
2.1. Chemická signalizace .....	3
2.2. Chemická komunikace švábů .....	4
2.3. Opylování .....	5
2.3.1. Chemická signalizace rostlina - opylovač .....	7
2.3.2. Opylující švábi .....	9
2.3.3. Vztah <i>Clusia blattophila</i> – <i>Amazonina platystylata</i> .....	11
3. Cíle práce .....	14
4. Metodika .....	15
4.1. Zkoumaná lokalita .....	15
4.2. <i>Amazonina platystylata</i> (Hebard, 1921) .....	16
4.3. Klusie <i>Clusia blattophila</i> Gustafsson & Vlasáková, 2011 .....	17
4.4. Fotodokumentace.....	18
4.5. Biologie <i>A. platystylata</i> .....	18
4.5.1. Chov .....	18
4.5.1. Charakteristika švába <i>A. platystylata</i> .....	19
4.5.2. Morfologie <i>A. platystylata</i> .....	20
4.5.3. Pozorování reprodukce.....	20
4.5.4. Aktivita.....	22
4.5.5. Potrava v přírodě .....	22
4.6. Chemická signalizace .....	23
4.6.1. Arénové pokusy- živé květy.....	23
4.6.2. Jímání vůní .....	25
4.6.3. Arénové pokusy- najímané vůně, acetoin .....	26
4.6.4. Terénní pokus s květy .....	27
4.7. Statistika .....	29
5. Výsledky .....	30
5.1. Biologie švába <i>A. platystylata</i> .....	30

5.1.1.	Charakteristika švába <i>A. platystylata</i> .....	30
5.1.2.	Morfologie.....	39
5.1.3.	Reprodukce.....	41
5.1.4.	Aktivita.....	44
5.1.5.	Potrava.....	45
5.2.	Chemická signalizace .....	47
5.2.1.	Arénové pokusy, terén.....	47
5.2.2.	Arénové pokusy, laboratoř .....	49
5.2.3.	Terénní pokus s květy <i>C. blattophila</i> .....	51
6.	Diskuse.....	54
7.	Závěr .....	61
8.	Citovaná literatura.....	62

## 2. Úvod

Komunikace mezi organismy může probíhat mnoha způsoby. Jedním z nich je komunikace chemická, kterou se ve své diplomové práci budu zabývat. Dalšími způsoby komunikace jsou například vizuální a akustická. Vizuální signalizace je společně s chemickou často používána ve vztahu opylovač – rostlina. Kdy rostlina signalizuje opylovačům, kde mohou získat potravu, ať už jde o nektar či pyl. Tato komunikační dráha mezi opylovačem a rostlinou může být zneužita jinými živočichy. Například kudlanka *Hymenopus coronatus* napodobuje květy rostlin svým zbarvením. Tyto kudlanky jsou bílé, ale odráží i UV záření, tímto svým zbarvením matou hmyz, který kudlance následně slouží za potravu (O'Hanlon, 2014). Dokonce se zdá, že tyto kudlanky produkují i feromony používané za normálních okolností jinými včelami. Ošálené včely, díky svému omylu, následně slouží kudlance jako potrava. Tyto feromony produkují pouze nymfální stádia kudlanky, zatímco dospělé kudlanky loví spíše motýly a včelí feromon neprodukují (Mizuno et al., 2014).

### 2.1. Chemická signalizace

Chemikálie, produkované organismy, mají více funkcí a podle nich jsou často tříděny. Například látky produkované organismem, obvykle žlázami či tkáněmi, řídící nějaký proces v těle nazýváme hormony (Gordh & Headrick, 2001). Hormony obvykle neopouštějí tělo, proto se jimi nebudu dále zabývat. Látky produkované mimo tělo živočicha, a sloužící ke komunikaci s jinými jedinci, se nazývají feromony (Karlson & Butenandt, 1959). Například může jít o defenzivní chemikálie (Wallbank & Waterhouse, 1970), které mají zabránit jiným organismům v požití vysílajícího jedince. Další funkcí může být varování, ostatních jedinců vlastního druhu, před predátorem (Farine et al., 2002), to jsou poplašné feromony. Dále existují agregační feromony (Ishii & Kuwahara, 1967) či stopovací feromony (Morgan, 2009). Tyto feromony slouží spíše vnitrodruhově, přesto mohou mít vliv i na jedince jiných druhů.

Efekt produkované chemikálie nemusí být vždy pro vysílajícího jedince kladný, jedinec může svou vysílanou látkou omylem přilákat predátora, pokud se jedná o živočicha. Takto může vůně květu rostliny, místo signalizace opylovači, fungovat jako kairomon, v tomto případě látka lákající herbivory (Baldwin et al., 1997). Kairomon je tedy látka užitečná pouze pro příjemce (Gordh & Headrick, 2001). Jako allomon označujeme tu látku, která vyvolává reakci příjemce, vhodnou pro vysílajícího jedince. Allomony mohou být produkovány např. parazity mravenců, aby tito byli nakrmeni nebo nebyli zabiti. Za allomon lze považovat chemikálii



mravenců, ukazující, ke kterému mraveništi jedinec patří. Po tomto „prokázáním původu“ si může vysílající jedinec, od jedinců ze svého mraveniště, vyžádat potravu apod. (Brown, 1968). Chemikálie, produkovaná jedním organismem, poskytující benefit jak vysílajícímu, tak i přijímajícímu organismu je nazývána synomon. Jedním ze synomonů je například methyl-eugenol, produkovaný květy orchideje *Bulbophyllum cheiri*, který láká dvoukřídlý hmyz rodu vrtule (*Bactrocera*). Vrtule se na květech této rostliny setkávají a páří, rostlina je během pobytu těchto dvoukřídлых i opylována (Tan et al., 2002). Jako pareferomon označujeme chemikálii produkovanou rostlinami, které imituje feromony hmyzu (Gordh & Headrick, 2001).

## 2.2. Chemická komunikace švábů

U švábů se vyskytuje několik druhů žláz s vnější exkrecí a jejich přítomnost nasvědčuje časté chemické komunikaci u této skupiny hmyzu. Žlázy s vnější exkrecí jsou u švábů přítomné především na hlavě a zadečku. Na hlavě je přítomno sedm typů žláz, jde o žlázy mandibulární, hypofaryngeální, maxilární, spodní a horní hypostomální, nitrolabiální a přídatné labiální (Brossut, 1973). Na abdomenu jsou přítomné žlázy tergální, sternální, spirakulární (Brossut & Sreng, 1980), pygidiální (Abed et al., 1993), cercální (Roth & Stahl, 1954) a žlázy produkující oothéku (Stay & Roth, 1962). Žlázy se mohou také vyskytovat na hrudi, kde je mezikoxální žláza, známá u zástupců rodu *Perisphaerus* (Roth, 1981).

U žláz hmyzu jsou známy doposud jen tři typy sekrečních buněk. Prvním typem jsou epidermální buňky produkující kutikulu a podkutikulární rezervoár. Druhým typem jsou velké žlázové buňky bez kontaktu s kutikulou. Posledním typ je velká žlázová buňka s kanálkem, který je produkovan kanálkovými buňkami. Kanálek ústí na povrch kutikuly (Brossut & Roth, 1977).

K žlázám, s nejneobvyklejšími funkcemi, patří výše zmíněná hrudní žláza, která má údajně sloužit ke krmení nymf. Ty mají dokonce i přizpůsobené ústní ústrojí pro krmení se produkty této žlázy (Roth, 1981). Poněkud obvyklejší funkcí žláz je produkce sexuálních feromonů, které mohou sloužit k atrahování partnera (Abed et al., 1993), nebo může žláza produkovat přímo při námluvách afrodiziakální feromon (Roth, 1969; Sreng, 2006). U jednoho druhu švába může být přítomná jak žláza produkující atraktant na přilákání samice, tak i žlázu produkující afrodiziakální feromon, takto je tomu například u švába šedého (*Nauphoeta cinerea*, Sirugue et al., 1992). Dalším účelem žláz může být odrazení predátora (Farine et al., 2002; Wallbank & Waterhouse, 1970; Waterhouse & Wallbank, 1967), kdy je žlázou

produkována nechutná, jedovatá či smrdutá chemikálie. Žlázy mohou také produkovat poplašný feromon, který varuje ostatní jedince před predátorem (Brossut, 1983; Farine et al., 2002). Další funkcí žláz může být produkce agregačních feromonů. K atrahování dalších jedinců stejného druhu je používána např. abdominální žláza (Ishii & Kuwahara, 1967). Tyto feromony jsou u rusů domácích (*Blattella germanica*) přítomné v trusu a rusi reagují i na feromony přítomné v trusu švábů rodu *Periplaneta* (Ishii, 1970). Některé žlázy zřejmě také hrají roli během růstu a vývoje nymf. Například u druhu *Cryptocercus keybangensis* se nymfy přikrmují na sternální žláze svých rodičů, kteří jim pravděpodobně touto žlázou vylučují dosud neurčené esenciální látky, nutné pro správný růst a vývin nymf (Park et al., 2006).

Tergální žlázy jsou nejen velmi tvarově rozličné a vyskytují se i na různých tergitech (Brossut & Roth, 1977; Roth, 1969). Tyto žlázy mají často antipredační funkci (Farine et al., 2002) nebo mohou hrát roli při lákání partnera (Farine et al., 2007). Tergální žlázy hrají také důležitou roli při námluvách, proto jsou v některých případech přítomné pouze u samců, zatímco u samic chybí (Roth, 1952).

Mezi chemikálie, používané šváby k odrazení predátorů, slouží například 2-hexenal, 2-octenal, oxanal a jiné aldehydy (Benn et al., 1977; Roth et al., 1956; Wallbank & Waterhouse, 1970), dále mohou jako defenzivní látky sloužit například benzochinony a jejich deriváty (Roth & Stay, 1958).

### 2.3.Opylování

Opylování je přenos samčích pohlavních buněk rostlin na samičí pohlavní orgány (Gullan & Cranston, 2005). Jako přenašeč pylu může sloužit například vítr anebo živočichové. Přenos větrem je pravděpodobně původní stav, který zaznamenal změnu s příchodem krytosemenných rostlin. S opylováním a rychlou diverzifikací kvetoucích rostlin je pravděpodobně spojena i radiace hmyzu, který patří mezi nejčastější opylovače. Opylování zajišťují především zástupci řádů blanokřídlí, dvoukřídlí, brouci a motýli (Daly et al., 1998). Tyto čtyři řády tvoří většinu druhového bohatství hmyzu (Grimaldi & Engel, 2006), proto lze předpokládat, že mezi nimi bude také více opylovačů. Mezi další řády, u kterých je opylování vcelku běžné, jsou trásnokřídlí (Fiala et al., 2011; Hagerup & Hagerup, 1953; Moog et al., 2002). Trásněnky často žijí a krmí se pylem v květech, květenstvích či šišticích, která i následně opylují (Momose et al., 1998b; Sakai, 2001; Terry, 2001).

Opylování je zajišťováno nejen hmyzem, ale například ptáky (Brown et al., 2011), plazy (Hansen et al., 2006; Whitaker, 1987) nebo savci (Christianini et al., 2013). Mezi rostlinami a živočichy proběhla různě velká specializace. Jedním z nejzajímavějších případů je vztah mezi Mauricijskými rostlinami *Nesocodon mauritianus* (Campanulaceae), *Trochetia boutoniana*, *T. blackburniana* (Malvaceae) a jejich neobvyklým opylovačem. První dvě jmenované rostliny produkují červený nektar, poslední jmenovaná produkuje nektar žlutý. Dlouho bylo záhadou, proč je nektar takto výrazně zbarven. Zjistilo se, že tyto barvy nektaru jsou velmi atraktivní pro opylovače, kterým je gekon felzuma *Phelsuma ornata* (Gekkonidae; Hansen et al., 2006). Tento vztah proto představuje neobvyklou koevoluci rostliny a jejího opylovače v ostrovní izolaci.

Mimo čtyři největší řády hmyzu a trásněnky nejsou obvykle další hmyzí návštěvníci květů považováni za opylovače a jejich role v opylování je povětšinou přehlížena. I přesto již byly popsány případy, kdy dochází k opylování některým zástupcem z jiného řádu hmyzu. Například z řádu rovnokřídlí je doposud znám pouze jediný zástupce, který opyluje. Jedná se o druh *Glomeremus orchidophilus*, endemita z ostrova Mauricius. *G. orchidophilus* opyluje rostlinu *Angraecum cadetii* z čeledi vstavačovitých (Orchideaceae) a zdá se, že je jejím jediným opylovačem na tomto ostrově. Orchidej má květy uzpůsobené k opylování druhem *G. orchidophilus*, hlava tohoto hmyzu totiž velikostně odpovídá květům, takže brylky ulpí na hlavě hmyzu a může dojít k přenosu na jinou orchidej. Potíž ovšem nastává s opylováním na jiných ostrovech. Vstavač *A. cadetii* se totiž vyskytuje i mimo Mauricius, např. na Reunionu. Tam musí rostlina využívat jiné opylovače, kteří doposud nebyli zkoumáni (Hugel et al., 2010; Micheneau et al., 2010).

Další, méně běžní opylovači, jsou známí z řádu polokřídlí (Fiala et al., 2011; Ishida et al., 2009), kteří opylují rostliny rodu *Macaranga* (Euphorbiaceae). Mezi opylovače patří také srpice *Panorpa sp. meridionalis*, která je opylovačem krušiny olšové (*Frangula alnus*, Rhamnaceae; Medan, 1994). U dalších řádů se mohou jedinci některých druhů vyskytovat v květenstvích a květech poměrně často, zda jde o návštěvníky nebo o opylovače případně zloděje pylu nebylo ve většině případů zkoumáno. Z řádů hmyzu, u nichž existují potenciální opylovači, lze jmenovat chvostoskoky (Barriault et al., 2010; Rust, 1980; Walker et al., 2011), škvory (Ivancic et al., 2005), síťokřídlé (Anderson, 2003; Boyden, 1983; Clinebell et al., 2004) a pravděpodobně také chrostíky (Perez-Barrales et al., 2006; Petersson & Hasselrot, 1994). U většiny těchto potenciálních opylovačů a jimi opylovaných rostlin zřejmě nedošlo

k žádné adaptaci jako je tomu např. u orchideje *A. cadetii*, přesto lze tyto zástupce hmyzu nalézt v květech a květenstvích rostlin.

### 2.3.1. Chemická signalizace rostlina - opylovač

Rostliny musí atrahovat své opylovače, aby byly květy co nejvíce navštěvovány a došlo k úspěšnému přenosu pylu. Z tohoto důvodu je pro rostlinu velmi důležité potenciálnímu opylovači signalizovat, kde se květy nacházejí. Tato signalizace může probíhat po vizuální či olfaktorické dráze. Převážně noční tvorové používají pro vyhledávání potravy, respektive květů, chemoreceptory. Proto jsou květy se silným zápachem (vůní) lépe k nalezení pro noční živočichy. Avšak chemická signalizace může hrát roli i pro denní opylovače, kteří se jinak orientují zrakem. Například denní včela rodu *Anthophora* sice preferuje a také výrazně lépe nalézá květy za pomoci zraku, ale je schopná nalézt květy dřinu hřivnatého (*Cornus capitata*, Cornaceae) i za pomoci čichu. Pro dřín hřivnatý jsou včely rodu *Anthophora* důležitými opylovači (Song et al., 2015). Dalším příkladem mohou být denní motýli *Vanessa indica*, pro které je při orientaci barva květu velmi důležitá. Počet návštěv tímto druhem motýla na květy s fialovou barvou se navýší, pokud motýlům správně voní (Ômura & Honda, 2005).

Rostliny mají často velmi podobné složení vůní, 71 chemikálií je zastoupeno aspoň v 15 čeledích rostlin. Z těchto 71 chemikálií patří 16 látek mezi aromatické uhlovodíky, 28 mezi monoterpeny, 11 do seskviterpenů a 16 chemikálií je derivátem mastných kyselin. Z těchto 71 chemikálií je 63 produkováno aspoň jednou čeledí hmyzu jako feromon či allomon (Schiestl, 2010). Neobvyklou složkou vůně květů jsou sirné sloučeniny. Tyto látky nebývají květy produkovány příliš často, ale u jihoamerických rostlin opylovaných netopýry tvoří tyto chemikálie výraznou složku květní vůně. V květech, opylovaných netopýry, jsou ve vůních obsaženy také alifatické sloučeniny, aromatické sloučeniny a isoprenoidy (monoterpeny a seskviterpeny; Bestmann et al., 1997). Nejatraktivnější složkou vůně květů jsou sirné sloučeniny. Například glosófaгы dlouhojazyčné (*Glossophaga soricina*, Phyllostomidae) nejlépe reagovaly při pokusech s vůněmi květů na dimethyl-disulfid a další uhlíkaté sloučeniny síry (Von Helversen et al., 2000). U rostlin, opylovaných nočními můrami, jsou přítomné deriváty mastných kyselin, uhlíkaté sloučeniny s benzenovým jádrem, dusíkaté uhlovodíky a isoprenoidy. Tyto chemikálie byly zaznamenány mimo jiné u rodu silenka (*Silene*, Caryophyllaceae), který je opylován právě nočními motýly (Jürgens et al., 2002).

Složení květních vůní se může lišit v rámci jednoho druhu, kdy různé populace mohou mít mírně odlišné složení vůně a také jiné koncentrace chemikálií (Majetic et al., 2007; Olesen &

Knudsen, 1994). Složení vůně květů a množství obsažených chemikálií se může měnit také v průběhu dne, například silenka ušnice (*Silene otites*) je opylována jak během dne, tak i v průběhu noci. V nočních hodinách jsou hlavní složkou vůně jiné chemikálie, než ve dne. K tomuto jevu dochází zřejmě kvůli lákání jiných opylovačů (Dötterl et al., 2012). Složení vůně se může lišit i mezi pohlavími, kdy samčí květy produkují některé chemikálie, které samičí květy neprodukují (Mitrovský, 2013). Rozdíly, mezi pohlavími, mohou být i v koncentraci chemikálií, jako je tomu u jahodníku viržinského (*Fragaria virginiana*, Rosaceae), u něhož jsou rozdíly mezi hermafroditickými a samičími květy. Květy tohoto jahodníku mají i rozdíly v počtu návštěv opylovači (Ashman et al., 2005). Avšak ne všechny chemikálie produkované květy pomáhají orientaci opylovače, neboť některé chemikálie jsou produkovány jak květy, tak i vegetativními částmi rostlin (Dötterl & Schöffler, 2007). A přestože rostliny produkují více složek vůně květu, pro opylovače může být hlavním atraktantem pouze jediná složka, která je schopná přilákat opylovače. Například pískorypka vrbová (*Andrena vaga*) nejlépe reaguje na 1,4-dimethyloxybenzen, který je součástí vůně květů vrby jívy (*Salix caprea*) a vrby *Salix atrocinerea*. Reakce pískorypky, na tuto chemikálii, se projevovala nejen na elektroantenogramu, ale i behaviorální odpovědí během pokusů v terénu (Dötterl et al., 2005).

Andersson a kol. (2002) zkoumal konvergenci vůní u rostlin opylovaných motýly. Pro výzkum byly vybrány rostliny ze Severní a Jižní Ameriky, z Číny a severní Evropy. Studie naznačuje konvergentní evoluci mezi skupinami rostlin ve složení určitých chemikálií produkovaných květy. Také se zdá, že existuje divergence ve složení vůně evropských druhů mírného pásu od vůně těch severoamerických. Na druhou stranu se mohou lišit ve složení vůně i jednotlivé rostliny jednoho druhu. Takto má jirnice druhu *Polemonium viscosum* dvě formy rozlišitelné podle typu vůně, kde jeden typ je úspěšněji opylován na jedné lokalitě, zatímco na druhé lokalitě byl rozdíl spíše ve prospěch druhé vůně (Galen & Newport, 1988).

Hmyz může být i lákán rostlinou, aniž by mu za opylování rostlina poskytovala nějakou odměnu. Například orchideje rodu *Ophrys* šálí své opylovače produkcí paraferomonů imitujících sexuální feromony, které za normálních okolností vylučují panenské samice opylovače. Samci jsou tímto způsobem lákáni na květ příslibem páření. Dokonce se zdá, že pro žahalku *Campsoscolia ciliata* je vůně tořiče modropyského (*Ophrys speculum*) atraktivnější než vůně panenských samic (Ayasse et al., 2003). Jiný opylovač, *Neozeleboria cryptoides* (trněnkovití, Tiphiidae), je také šálen rostlinou, konkrétně orchidejí druhu *Chiloglottis trapeziformis*. Opylovač, stejně jako v předchozím případě, není schopen

rozpoznat vůni panenských samic od vůně rostliny. Avšak samci těchto trněnek se zneužívání těmito rostlinami brání, pokud se někde vyskytuje šálících orchidejí více, samci se takovému místu raději vyhnou (Wong & Schiestl, 2002). Další zneužívání opylovačů má na starosti láčkovka *Nepenthes rafflesiana*, která láká opylovače vůní, složením podobnou vůním květů jiných rostlin. Tyto vůně jsou produkovány láčkami láčkovky, kam se ošálený hmyz dostává a tím se stává potřebnou výživou (Di Giusto et al., 2010).

### 2.3.2. Opylující švábi

Švábi nepatří mezi běžné opylovače, doposud byli popsáni jako opylovači pouze u několika málo druhů rostlin, ale zdá se, že by mohli hrát roli opylovačů častěji než je doposud známo. První studie, která označila nějaký druh švába za opylovače, je z roku 1997 z Bornea. Opylovanou rostlinou je *Uvaria elmeri* (Annonaceae) a jejím opylovačem je šváb rodu *Hemithysocera* (Nagamitsu & Inoue, 1997). Ze stejného prostředí je pochází případ pravděpodobného opylování jednodomé rostliny *Artocarpus odoratissimus* (Moraceae), avšak u této rostliny hrají majoritní roli v opylování brouci a mouchy (Momose et al., 1998a). Dalším zmínka pochází z Japonských ostrovů, opylujícím švábem je zde *Margattea satsumana* a opylovanou rostlinou *Balanophora tobiacola* (Balanophoraceae; Kawakita & Kato, 2002). Jedním z doposud posledních zdokumentovaných případů je vztah mezi švábem *Amazonina platystylata* a dvoudomým keřem *Clusia blattophila* (Clusiaceae; Vlasáková et al., 2008). Tento posledně jmenovaný vztah je popsán z Nouragues inselbergu, hory v centrální části Francouzské Guyany. Opylování švábem *A. platystylata* tedy neprobíhá na ostrově jako u předchozích dvou známých případů, ale na kontinentě. Pravdou je, že tento případ probíhá na ostrovním biotopu, který na inselbergu bezesporu je. Teprve nedávno bylo také zjištěno, že švábi by mohli hrát roli v opylování rostliny *Kunzea ericoides* z Nového Zélandu. Švábi patří k častým návštěvníkům této rostliny a na rostlině se též živí (Gardner-Gee et al., 2014). Další rostlinou, jejíž květy jsou navštěvovány šváby, je *Caraipa grandiflora* (Calophyllaceae) v Brazílii. Švábi rostlinu navštěvují v průběhu noci a jsou pravděpodobně i jedněmi z opylovačů (de Melo Versieux et al., 2014).

Mezi návštěvníky, i když velmi vzácné, květů blahovičníku *Eucalyptus marginata* patří i švábi, konkrétně zástupci rodu *Ellipsidion*. Návštěvy tohoto švába tvoří na květech méně než dvě procenta ze všech hmyzích návštěvníků (Yates et al., 2005), proto se asi nebude jednat o příliš efektivního opylovače.

Rostliny opylované šváby mají květy obvykle světlejších barev, jmenovitě bílé (Gardner-Gee et al., 2014), krémově bílé až hnědé (Nagamitsu & Inoue, 1997), žluto-zelené (Vlasáková et al., 2008), žluté (Kawakita & Kato, 2002) a zelenavé (de Melo Versieux et al., 2014). Pravděpodobně všechny rostliny opylované šváby silně voní, což může opylovačům usnadňovat nalezení květů, tyto rostliny kvetou v průběhu noci a charakteristiky jsou typické pro květy otvírané na noc.

Švábi byli zaznamenáni na květech rostlin podstatně častěji, nemusí se však jednat vždy o opylovače. Například šváby druhu *Epilampra sodalis* je možné spatřit na květech klusie *C. blattophila*. Tento šváb ale není opylovačem této rostliny, neboť se živí jejími květy a tím je značně poškozuje, navíc navštěvuje pouze samčí květy (Vlasáková et al., 2008). *E. sodalis* se také na lokalitě, kterou jsme zkoumali, živil na květech a květenstvích dalších rostlin, nejčastěji jsem jej pozoroval na květenstvích bromélie druhu *Pitcairnia geyskesii*, jejíž jednotlivé květy poškozoval ožíráním (viz Obr. 1, vlevo). Jiní švábi se mohou na květech pouze živit exudáty (Momose et al., 1998c) či pylem (Ball et al., 1942). Zda se jedná o opylovače, nebylo povětšinou zkoumáno. Květy mohou být také navštěvovány pouze náhodně, aniž by švábi rostlinu poškozovali a živili se na ní, toto je příklad návštěv švábů na rostlině *A. cadetii* (Micheneau et al., 2010).

Velký souhrn interakcí šváb – rostlina provedli Roth a Willis (1960). V publikaci zmiňují rostliny, na kterých byli švábi nalezeni, případně, pokud je to známo, i na které části rostliny švábi byli. Bohužel není zmiňován vztah těchto švábů k daným rostlinám.

Mnoho interakcí mezi švábem a květem rostliny doposud nebylo publikováno. Sám jsem pozoroval nymfu švába rodu *Epilampra* na květenství rostliny *Thurnia sphaerocephala*, která rostla rezervaci Nouragues, nedaleko vědecké stanice přímo v potocích (viz Obr. 1, vpravo). Jaký je vztah mezi touto rostlinou a švábem na jejím květu je neznámé.



Obrázek 1: vlevo - dospělá samice švába *Epilampra sodalis* na květenství bromélie *Pitcairnia geyskesii*, v pozadí další jedinec; vpravo - nymfa švába rodu *Epilampra* na květenství rostliny *Thurnia sphaerocephala* (Thurniaceae)

### 2.3.3. Vztah *Clusia blattophila* – *Amazonina platystylata*

Vztah mezi klusí a švábem je popsán z inselbergu, tedy z izolované či samostatně stojící hory. Často se jedná o žulový masiv, jako je to tomu v případě Nouragues inselbergu. Mezi nejznámější inselbergy patří australská Ayersova skála (Uluru; ta je ale pískovcová) nebo namibijská hora Spitzkoppe (Matmon et al., 2013). Inselbergy jsou specifická stanoviště, která se v Africe a Jižní Americe liší nejen skladbou čeledí rostlin, ale i množstvím druhů na nich přítomných. Africké inselbergy se zdají na diverzitu flóry chudší než ty jihoamerické (Porembski et al., 1997). Inselbergy mají často velmi specifickou flóru (Porembski, 2007; Sarthou, 2001), která se liší od okolní vegetace a může být ohrožená případnými invazivními druhy, jako je např. *Ananas comosus* (Porembski, 2000). Rozdíly ve složení flóry se mohou vyskytovat i mezi inselbergy, které se vyskytují relativně blízko u sebe. Rozdíly v druhové skladbě keřů na inselberzích ve Francouzské Guyaně popsala Sarthou a kolektiv (2003). Na inselbergu Trinité je dominantním keřem druh *Quapoya scandens*, na inselbergu Mont Chauve je dominantou druh *Calypttranthes lepida* a keře rodu *Guapira*, na Nouragues inselbergu je dominantou klusie *C. blattophila*. Některé rostliny jsou shodné pro všechny tyto tři inselbergy (např. klusie *C. nemorosa* či bromélie *P. geyskesii* a další).

Klusie *C. blattophila* je dvoudomý keř, který je opylován švábem druhu *A. platystylata* (viz Obr. 2). Švábi klusii opylují v průběhu noci (Vlasáková et al., 2008). Tyto klusie rostou na skalnaté savaně, kde jsou vrostlé ve štěrbinách ve skále, nebo na usazených odumřelých částech rostlin. Květy klusie se vyskytují v květenstvích o 2 – 16 květech. Květy mají čtyři okvětní lístky zbarvené bíle až krémově (viz Obr. 3). Samčí květy jsou pouze nepatrně větší než květy samičí, samčí měří v průměru 10mm, zatímco samičí 8mm. Květy se také liší



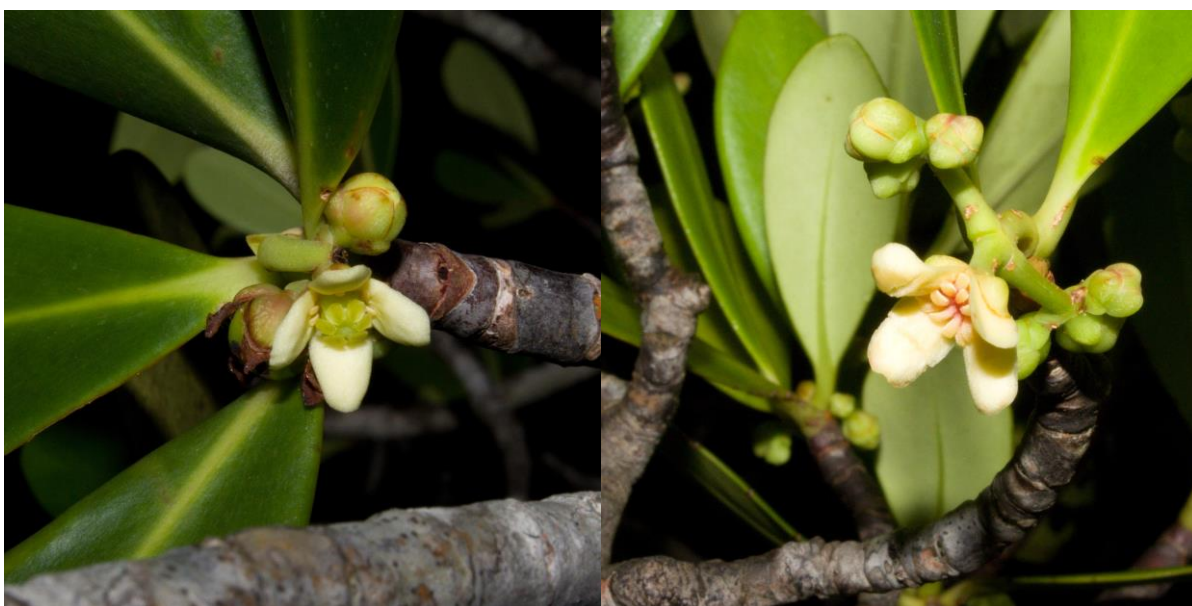
v délce kvetení, zatímco samčí květy se otvírají večer a jsou otevřené pouze jednu noc, samičí květy se otvírají v podvečer první noci kvetení, zůstávají otevřené přes den a po druhé noci se teprve zavírají. Samičí květy jsou receptivní pravděpodobně pouze během první noci kvetení (Vlasáková et al., 2008). Rozdíl mezi květy je také v odměně pro opylovače, samčí květy poskytují odměnu v podobě tekutých exudátů produkovaných na bázi andrecea, zatímco samičí květy žádnou takovouto odměnu neposkytují (Vlasáková & Gustafsson, 2011). Květy obou pohlaví se neliší ve tvaru ani barvě nepohlavních částí květu. Vlasáková (2015) udává, že se zvyšujícím množstvím samčích keřů, které kvetou blíže k sobě, se zvyšuje i množství opylujících švábů.

Z najímaných vůní se zjistilo, že samčí a samičí květy klusie *C. blattophila* se liší ve složení produkované vůně. Hlavní složkou vůně samčích květů je acetoin, který je přítomný i u květů samičích, avšak ve výrazně menší koncentraci a pouze v první noci kvetení. V průběhu dne a během druhé noci kvetení již není acetoin přítomný. Dále existují rozdíly mezi samčím a čerstvě rozvitým samičím květem v množství několika dalších látek, jedná se například o  $\alpha$ -pinen,  $\beta$ -pinen, undekan, butan-2,3-diol, ale i několik blíže neurčených chemikálií. Vůně samičích květů se v průběhu kvetení mění, nejen že přestane samičí květ produkovat acetoin, ale například zvýší produkci  $\alpha$ -pinenu během dne (Mitrovský, 2013).

Chemický název acetoinu je 3-hydroxy-2-butanon, jedná se o čirou až nažloutlou kapalinu s jogurtovou vůní a chutí másla. Je produkována nejen pro potravinářské účely, ale vyskytuje se hojně i v přírodě (Xiao & Lu, 2014). Acetoin je produkován květy u 16 čeledí rostlin (Schiestl, 2010) a je hlavní součástí vůně samčího květu klusie *C. blattophila*. Proto byl testován jeho vliv na tykadla švábů *A. platystylata*, napojená na elektroantenogram, na tuto chemikálii švábí tykadla reagují se vzrůstající koncentrací v roztoku (Vlasáková et al., 2008). Acetoin je přítomen i u živočichů, jedná se například o sexuální feromon švába šedého (*Nauphoeta cinerea*; Sreng et al., 1999) a švába madeirského (*Rhyarobia maderae*; Farine et al., 2007). U obou předchozích druhů švábů je acetoin produkován samci těchto švábů. U švába šedého (*N. cinerea*) je acetoin přítomen jak v tergální tak i sternální žláze. Acetoin tvoří podstatnou součást afrodiziakálního feromonu, produkovaného tergální žlázou těchto švábů (Sirugue et al., 1992).



Obrázek 2: vlevo nymfa *A. platystylata* na samičím květu klusie, vpravo dospělec na samčím květu, foto Blanka Vlasáková



Obrázek 3: květy klusie *Clusia blattophila*, vlevo samičí a vpravo samčí květ, oba čerstvě po otevření

### 3. Cíle práce

Diplomová práce se bude zabývat netradičním opylovacím vztahem švábů *A. platystylata* a rostliny *C. blattophila*, jenž byl recentně popsán z lokality Nouragues inselberg ve Francouzské Guyaně. Vztah jsem zkoumal z pohledu odpovědi opylovače na chemickou signalizaci opylované rostliny. Vzhledem k neznámé biologii tohoto druhu švába bylo vhodné provést i výzkum, zaměřený na rozmnožování tohoto druhu švába.

Hlavní cíle práce jsou:

- (1) Popsat morfologii a základní biologické charakteristiky zkoumaného druhu *A. platystylata*. U tohoto druhu švába není popsána žádná žláza ani modifikace se žlázami spojená, proto byl jeden z cílů prozkoumat povrch zadečku a zjistit přítomnost modifikací, které by mohly být spojeny se žlázami. Dalším okruhem zájmu byla reprodukce a její charakteristiky. Jednalo se především o tyto informace: popis námluv a předkopulačního chování, počet oothék (vaječných schránek) odložených samicí během jejího života, počet vajíček v oothéce, dobu nošení oothéky, dobu do vytvoření další oothéky, inkubační dobu vajíček a množství vylíhlých nymf z oothéky.
- (2) Stanovit behaviorální odpověď a atrakci opylujících švábů na květní vůně a květní odměny jak samčích, tak i samičích květů. Behaviorálním pokusem jsem se snažil prokázat vliv vůně na chování švábů *A. platystylata* při vyhledávání potravy. Při těchto pokusech byly testovány najímané vůně květů či přímo vůně živých květů a také hlavní složka vůně samčího květu, tedy acetoin. Dále byla provedena manipulace s živými květy přímo na lokalitě Nouragues inselberg. Při této manipulaci bylo cílem prokázat vliv acetoinu na chování švábů v přírodě.

## 4. Metodika

### 4.1. Zkoumaná lokalita

Lokalita se nachází na inselbergu, v Reservé naturelle nationale des Nouragues ve Francouzské Guyaně. Inselberg je v povodí řeky Arataye (resp. Approuague) a leží v arrondissementu Cayenne, tedy ve východní části Francouzské Guyany. Rezervace se nachází v tropickém pásmu, teploty tam neklesají pod 20°C a průměrná teplota je v průběhu roku kolem 25°C a nejsušší měsíce jsou srpen a září (88 a 89mm srážek), nevlhčím měsícem je květen s 407mm srážek (Grimaldi & Riéra, 2001). V rezervaci se vyskytují především tři typy vegetace - tropický nížinný prales (Poncy et al., 2001), nízký deštný les (low forest; Larpin, 2001) a skalnatá savana (rock savanna; Sarthou, 2001).

Výzkum probíhal v oblasti skalnaté savany, což jsou skalnaté svahy inselbergu s mozaikovitou vegetací. Na této lokalitě se teploty pohybují v rozmezí 18 - 55°C, avšak teplota skalního povrchu může dosahovat až 75°C v období sucha. Vlhkost vzduchu se během dne pohybuje mezi 20-100% (Sarthou 1992, podle Sarthou 2001). Na inselbergu roste v oblasti skalnaté savany na 176 druhů cévnatých rostlin (Sarthou, 2001), v nízkém lese (low forest) roste 533 druhů rostlin (Larpin, 2001) a v nížinném tropickém lese v rezervaci Nouragues roste 550 druhů stromů (Poncy et al., 2001). Proto lze říci, že se, na tuto oblast, jedná o druhově chudé společenství. Ve skalnaté savaně se vyskytují kromě cévnatých rostlin i mechy, lišejníky a celý povrch skály je porostlý sinicemi. Nejtypičtější rostlinou skalnaté savany je bromélie *Pitcairnia geyskesii*. Z keřů jsou na lokalitě časté čeledi klusiovité (Clusiaceae), myrtovité (Myrtaceae), Melastomataceae, mořenovité (Rubiaceae), rudodřevovité (Erythroxylaceae) a Ochnaceae. Sarthou (2001) rozdělila typ rostlinného pokryvu na skalnaté savaně na tři hlavní typy (s několika podtypy, které zde neuvádím):

- 1) pokryv s dominantní bromélií *P. geyskesii*
- 2) s dominantní trávou *Axonopus ramosus*
- 3) s dominantní klusíí *C. blattophila* (Obr. 4)

Výzkum byl prováděn především v oblastech s převažující klusíí *C. blattophila* a bromélií *P. geyskesii*. Oblast s převažující *A. ramosus* byla především na vrcholu inselbergu, který byl poměrně vzdálený od kempu a tudíž hůře dostupný pro každodenní výzkum.



Obrázek 4: Nouragues inselberg, pohled na skalnatou savanu, vlevo dole porost bromélie *Pitcairnia geyskesii*, uprostřed pás keřů s dominující klusí *C. blattophila*

#### 4.2. *Amazonina platystylata* (Hebard, 1921)

Rod *Amazonina* Hebard, 1929 čítá v současné době 16 druhů a patří do nadčeledi Blaberoidea Saussure, 1864 a čeledi Ectobiidae Brunner von Wattenwyl, 1865 a podčeledi Psedophyllodromiinae. Podčeleď je široce rozšířená a chybí v chladných oblastech a není přítomná v Evropě (Beccaloni, 2014). Rod *Amazonina* má, stejně jako rod *Neoblattella*, plně vyvinutá křídla, tyto rody se liší v několika znacích. Jedním z nich jsou trny na femuru prvního páru nohou, u rodu *Amazonina* mají být na distálním konci dva prodloužené trny, zatímco u rodu *Neoblattella* jsou tyto trny tři. Dalším rozdílem by měly být tmavé skvrny na prvním páru křídel u rodu *Amazonina* (ale ty jsou přítomny i u druhů *Cariblatta punctipennis* a *N. nodipennis*). Pro rod *Amazonina* by měly být typické dva chitinové trny na abdomenu samice (jsou viditelné za posledním sternitem; Hebard, 1929).

Druh *A. platystylata* byl popsán Hebardem (1921) z oblasti Pará, v Brazílii. Původně se tento druh řadil do rodu *Neoblattella*, odkud byl přesunut do rodu *Amazonina* (Hebard, 1929), kde je typový druh *A. conspersa* a druh *A. platystylata* byl druhým druhem zařazeným do tohoto rodu při jeho stanovení. Hebard natchytal jedince druhu *A. platystylata* v Brazílii, Francouzské Guyaně a Guyaně. Dále je tento šváb znám ze Surinamu (Bruijning, 1959), Argentiny



(Antonio Crespo et al., 2010), Venezuely a Peru (Princis, 1969). Hebard (1926) uvádí, že *A. platystylata* je nejhojnějším zástupcem rodu *Neoblattella* v Guyanách (tedy dnešním Surinamu, Guyaně a Francouzské Guyaně), Bruijning (1959) uvádí, že se dokonce jedná o jeden z nejhojnějších druhů švábů v této oblasti.

*A. platystylata* je menší druh švába, délku těla uvádí Hebard od 9,2 - 11,3 mm u dospělců. Hebard také uvádí, že samci a samice se liší subgenitálními štítky. Mimo toho lze rozlišit dospělé samce od samic za pomoci zbarvení ventrální strany zadečku, tedy sternitů. U samce je ve středu zadečku tmavě hnědá skvrna, která se rozšiřuje na posteriorním konci, zatímco tato skvrna u samic je mnohem užší a nerozšiřuje se. U některých samic tato skvrna ani nemusí dosáhnout konce zadečku. *A. platystylata* je zbarvena světle hnědě, skvrna na ventrální straně zadečku je tmavě hnědá. Široký mezioční prostor je jen mírně užší než prostor mezi tykadly. Mezi očima je tmavě hnědý pruh. Obě pohlaví jsou okřídlená a jedinci dobře létají (Hebard, 1921; Vlasáková et al., 2008). Roth (1973) uvádí, že nymfy tohoto druhu nalézali pod vrstvou listů. To odpovídá i mým nálezům nymf v průběhu dne na inselbergu, kdy byly schované v opadaném listu pod keři klusie *C. blattophila*.

Přestože byl popsán již před dlouhou dobou, není o něm příliš informací. Není známo, jak dlouho žije, jakým způsobem probíhají námluvy ani kolik vajíček obsahuje oothéka. O žlázách u tohoto švába neexistují podle mých znalostí žádné informace. Hebard (1921) v popisu druhu neuvádí žádné žlázy. Roth (1969) uvádí tergální modifikaci u jednoho druhu rodu *Amazonina*, který nebyl blíže určen. Modifikace má být na 8. a 9. tergitu samců, 7. tergitu by měl mít pouze prohlubeň bez žláz.

#### 4.3. Klusie *Clusia blattophila* Gustafsson & Vlasáková, 2011

Klusie je jihoamerický a středoamerický rod, patřící do čeledi klusiovité (Clusiaceae). Klusie jsou vzrůstem keře či stromy a jedná se zpravidla o dvoudomé rostliny. Běžnými opylovači jsou například blanokřídlí, kteří na květech klusí získávají pryskyřice (Hochwallner et al., 2012). Pryskyřice jsou složené z více chemikálií (de Oliveira et al., 1996), nepropouští vodu, čímž jsou vhodné na stavbu hnízd blanokřídlných, takže se jedná o oboustranně výhodný vztah. Na lokalitě Nouragues inselberg se vyskytuje vedle *C. blattophila* i druh *C. nemorosa*. Tento druhý druh klusie kvete v průběhu dne a je opylována blanokřídlnými (Mesquita & Franciscon, 1995), její opylovači tedy patří mezi tradičnější skupiny a poskytuje jim pryskyřice na stavbu hnízd.

Klusie *C. blattophila* byla popsána v roce 2011 (Vlasáková & Gustafsson) z inselbergu v Reservé naturelle nationale des Nouragues ve Francouzské Guyaně. Tato klusie je vysoká 2 - 10m (Vlasáková et al., 2008). Ale kvetou rostliny již cca 50cm vysoké a vyšší (pers. obs.). Rostou především na inselbergu, kde tvoří dominantní druh skalnaté savany. Mimo tohoto stanoviště, roste ještě několik málo keřů, na nedaleké skále, blízko kaskády potoka. Obě lokality jsou odděleny primárním nížinným pralesem, a co do vzhledu jsou si velmi podobné.

Listy klusie jsou ztlustělé, aby si rostlina mohla lépe zadržovat vodu. Listy rostliny jsou obvejčité až oválné a při poranění z nich, stejně tak jako z ostatních částí rostliny, vytéká bílý latex (Vlasáková, 2011).

#### 4.4. Fotodokumentace

Fotografie z terénu, pokud není uveden jiný autor, byly pořízeny fotoaparátem Canon EOS 1100D s objektivem Canon EF-S 18-55mm f/3,5-5,6 IS. Fotografie byly pořízeny v přirozených podmínkách a se zvířaty ani rostlinami nebylo pro účel pořízení fotografie nijak manipulováno.

Všechny fotografie byly upraveny za pomoci programu Zoner Photo Studio 16. Na fotografiích s morfologií bylo smazáno pozadí fotografovaného objektu, fotografie z přírody byly oříznuty, případně byla pozměněna jejich expozice.

#### 4.5. Biologie *A. platystylata*

##### 4.5.1. Chov

Chov probíhal v Entomologických chovech PřF UK. Po počátečních neúspěších s chovem a především odchovem *A. platystylata* se podařilo odpozorovat a následně i odstranit možné příčiny neúspěchu chovu v zajetí. Dospělci a starší nymfy přežívají bez větších problémů, pro úspěšný vývin vajíček ve vaječné schránce je ovšem potřeba vysoká vlhkost, jinak se nymfy nelíhnou, případně hynou velmi brzy po opuštění oothéky. Z tohoto důvodu jsou nyní tyto švábi chováni v boxech o rozměrech 280 x 220 x 170mm (Dóza na potraviny Lock & Lock) s vyříznutým větracím otvorem ve víku (90x170mm), potaženým jemnou sítí. V chovných nádobách je umístěno kladiště - Petriho miska, o průměru 70mm, s vlhkou kokosovou drtí. Mimo to je chovný box také pravidelně vlhčen. Těmito jednoduchými opatřeními se povedlo zvýšit množství vylíhlých oothék a přeživších nymf.

V boxu je kromě kladiště umístěna i potrava a voda *ad libitum* a také dostatek úkrytů. Jako potravu používáme ovesné vločky, granule pro psy, jablko, případně jiné ovoce a krmivo

pro brouky Beetle Jelly ([www.beetlejelly.eu](http://www.beetlejelly.eu)). Celý chovný box je pravidelně kontrolován, kvůli správné vlhkosti a také kvůli pravidelnému odstraňování plísní. Za úkryt slouží švábům sušené bukové listy.

Pro chov těchto švábů je, přes jejich nevelký vzrůst, potřebná ubikace větších rozměrů, neboť tyto švábi jsou vnitrodruhově agresivní a po kontaktu jednoho jedince s druhým obvykle dojde k úprku jednoho z nich. Pokud se švábi zrovna nacházejí u potravy, je velká pravděpodobnost, že dojde k potyčce.

#### 4.5.1. Charakteristika švába *A. platystylata*

Fotografie přiložené k popisu švába *A. platystylata* byly pořízeny fotoaparátem Olympus DP70, připevněným na binokulární lupě Olympus SZX 12 s objektivy Olympus DF PLFL 0.5X PF a Olympus DF PLFL 1.6X PF. Fotografie byly nafoceny a poskládány programem QuickPHOTO MICRO 2.3. Na fotografování lupou byli použiti usmrcení švábi, jejich povrch těla byl očištěn od nečistot za pomoci lihu, vody a štětců. Usmrcování probíhalo ve smrtičce s ethylacetátem. Pro pořízení některých fotografií byly použiti švábi naložení v lihu, sbírání přímo na lokalitě Nouragues inselberg. Oothéky byly odebrány z chovu a pro focení pouze očištěny vodou, za pomoci štětce. Fotografie, použité v kapitole 5.1.1. Charakteristika švába *A. platystylata*, byly přeměřeny v programu QuickPHOTO MICRO 2.3 a rozměry švábů naměřené touto metodou jsou uvedeny v téže kapitole.

Měřil jsem tyto rozměry:

- 1) délku těla od pronota po konec tegmin (od hrudního štítu, prvního hrudního článku, po konec křídel)
- 2) délku těla, měřeno od hlavy po poslední sternit
- 3) šířka abdomenu, měřeno v nejširším místě zadečku
- 4) délka pronota, měřeno v mediální rovině prvního hrudního štítu
- 5) šířka pronota, měřeno kolmo přes mediální rovinu pronota
- 6) délka 1. tegminy, křídlo měřeno od báze křídla po jeho distální konec
- 7) šířka 1. tegminy, měřeno v nejširší části křídla prvního páru
- 8) délka hlavy, měřeno od temena po distální konec spodního pysku (labrum)



9) šířka hlavy, měřeno v nejširším místě hlavy, vnějšího okraje jednoho oka k vnějšímu okraji oka druhého

10) vzdálenost oko-oko, měřeno v nejužším místě mezi složenými očima

11) vzdálenost tykadlo-tykadlo, měřeno od báze jednoho tykadla k bázi druhého tykadla

12) délka cerku, měřeno od zadečku po konec cerku, měřen pravý, pokud byl kompletní

Dále jsem použil rozměry 2), 4), 5), 6) a 7) pro porovnání velikosti mnou sbíraných švábů, na lokalitě Nouragues inselberg, s rozměry publikovanými Hebardem (1921) při popisu tohoto druhu. Pro toto porovnání byly použity hodnoty švábů naložených v přírodě a naložených v lihu (96%).

#### 4.5.2. Morfologie *A. platystylata*

Na skenovací elektronovou mikroskopii byli použiti švábi *A. platystylata* čerstvě zabíjí ethylacetátem. Tito jedinci pocházeli povětšinou z přírody, ale poslední svleky proběhly již v zajetí. V první várce byli prohlédnuti 3 samci a 3 samice, tito jedinci byli prohlédnuti pod skenovacím elektronovým mikroskopem v BÚ AV ČR v Průhoncích a nebyli před vložením do mikroskopu zlateni, pouze uloženi po několik dnů do ethylacetátu. Další švábi (nakonec byl z této várky použit 1 samec a 1 samice) byli po usmrcení naloženi na dobu 14 dnů do modifikovaného Karnovského fixativa. Takto naložení švábi byli ponecháni po tuto dobu při teplotě 7°C v lednici. Po uplynutí této doby byli švábi z fixativa vyjmuti a prošli alkoholovou řadou. Ta probíhá v 25%, 50%, 70%, 80%, 96% a v čistém lihu, v každém z těchto roztoků byli švábi necháni po dobu nejméně 20 minut. Alkoholová řada byla použita kvůli odvodnění vzorků. Poté byly vzorky pozlaceny v aparatuře Bal-Tec SDC 50. Již pozlacení švábi byli vloženi do skenovacího elektronového mikroskopu. Mikroskopování probíhalo na skenovacím elektronovém mikroskopu JEOL 6380 LV. U všech prohlížených jedinců byl prohlédnut zadeček z hřbetní strany, zda na něm jsou přítomné žlázy.

#### 4.5.3. Pozorování reprodukce

Velké nymfy před dospěním byly chovány ve společném boxu, který byl nejméně jedenkrát denně kontrolován. Byl-li nalezen dospělý exemplář, byl umístěn jednotlivě do kulatého boxu o průměru 5cm a výšce 4cm. V těchto boxech byli dospělci samostatně, minimálně do ztuhnutí exoskeletu. K dospělým samicím byl do jednoho týdne přidán dospělý samec a přebyteční samci byli zařazeni zpět do chovu. U každé ze samic byl zaznamenán datum posledního svleku a samici bylo přiřazeno číslo, které bylo na boxu napsané, pro jednoduchou

identifikaci. V chovných nádobách měli švábi potravu i vodu *ad libitum*. Samice byly kontrolovány nejméně jedenkrát denně, po celou dobu jejich života.

Během pravidelných kontrol bylo zapisováno:

- 1) datum kontroly
- 2) zda samice nosí oothéku
- 3) odložení oothéky
- 4) páření, případně další jednotlivé zajímavosti

Oothéky byly odebírány a umístěny do Petriho misky s vrstvou vlhkého papíru (pro úspěšnou inkubaci oothék byla nutná vysoká vlhkost). V každé misce byly umístěny oothéky vytvořené pouze jednou samicí a oothéky byly individuálně označeny. Petriho misky s inkubujícími se oothékami byly kontrolovány stejně, jako boxy se samicemi, nejméně jedenkrát denně. Pokud byly v misce vylíhlé nymfy, byly odebrány. Během odebírání nymf z líhniště byly spočítány a také bylo zjištěno, ze které oothéky se vylíhly. Úspěšně vylíhlá oothéka byla odstraněna. Čerstvě nalezené nymfy byly z kladiště přesunuty do chovných nádob, o rozměrech 180 x 130 x 65mm, společně se zhruba stejně starými nymfami dalších samic. Poté byly nymfy pravidelně kontrolovány, aby se zjistilo, kdy nymfy dosáhnou dospělosti.

V této části byly tedy zjišťovány tyto informace:

- 1) počet oothék, které samice za život snesla
- 2) délka nošení oothéky, od jejího vytvoření
- 3) doba do vytvoření další oothéky, počítáno od odložení předchozí oothéky
- 4) inkubační doba, tedy doba od vytvoření oothéky po vylíhnutí nymf
- 5) počet nymf vylíhlých z oothéky

Dále bylo odebráno z chovného boxu 20 oothék, které byly odloženy samicemi nezahrnutých do výše zmíněných pozorování. Těchto 20 oothék bylo otevřeno a byla spočítána vajíčka, obsažená v jednotlivých oothékách. Počítání vajíček probíhalo pod binokulární lupou.

Protože se, během zjišťování biologie tohoto druhu švába, nepodařilo pozorovat úspěšné námluvy, byly odděleny další samičí nymfy. Ty byly po dospění umístěny do boxu, do kterého byl přidán i dospělý samec. Takto byly různé páry natáčeny v různých hodinách,

po dobu 3 - 12 hodin nepřetržitě kamerou (Sony Handycam HDR-SR11E, Japan). Pokud neprobíhalo natáčení, byli od sebe jedinci separováni, aby nedošlo k oplození samice mimo záznam. Video byla prohlédnuta za pomoci programu VLC media player, aby byl zjištěn průběh námluv.

Chov a inkubace probíhaly v entomologických chovech PřF UK, při teplotě  $24 \pm 2$  °C.

#### 4.5.4. Aktivita

Zjišťování aktivity *A. platystylata* probíhalo ve Francouzské Guyaně, v Reservé naturelle nationale des Nouragues v oblasti inselbergu. Pokus neprobíhal přímo na zkoumané lokalitě, ale ve vědecké stanici, kde panují poněkud mírnější klimatické podmínky, ale švábi *A. platystylata* se zde také vyskytují. Proto lze považovat podmínky ve vědecké stanici za přirozené. Švábi byli umístěni v síťovém teráriu o rozměrech 25 x 25cm (základna) a 50cm vysokém. Terárium bylo uvázáno cca 25cm nad zem, z důvodu zabránění přístupu mravencům, kteří by jinak šváby ochotně sežrali. Terárium bylo umístěno v jedné z chatek, takže bylo ve stínu, aby nedošlo k přehřátí švábů na slunci. Na dno terária byla umístěna vrstva listů *C. blattophila* jako úkryt, dále byla přidána potrava na bílé misce o průměru 5cm a voda. Během 36 hodin byl kamerou (Sony Handycam HDR-SR11E, Japan) zaznamenáván pohyb a aktivita v teráriu. Aktivita byla zaznamenána z průběhu dvou nocí a jednoho dne. Kamera byla umístěna na horní straně terária a snímala pohyb švábů shora, navíc byla umístěna ve vodotěsném obalu, pro případ nenadálých srážek. V průběhu noci bylo použito infračervené světlo na přisvícení, pro kvalitnější záznam kamery. Během dne jsem infračervené světlo vypnul a pokus probíhal za normálního osvětlení. Záznam z kamer byl následně shlédnut v programu VLC media player. V každé půlhodině záznamu byl shlédnut 5 minut dlouhý úsek, kdy bylo zaznamenáno, kolik vteřin šváb exploruje mimo úkryt. Z takto získaných údajů jsem spočítal průměr doby explorační v dané hodině.

#### 4.5.5. Potrava v přírodě

Sběr švábů, pro zjištění potravy v přírodě, probíhal na inselbergu (Reservé naturelle nationale des Nouragues, Francouzská Guyana). Sběry švábů byly prováděny v období 1. 8. 2014 - 2. 9. 2014. Za tuto dobu bylo nasbíráno 20 adultních a stejné množství juvenilních jedinců. Nasbírání švábi *A. platystylata* byli okamžitě po odchycení na lokalitě uloženi v 70% etanolu. Část takto uchovaných jedinců byla, po převezení do České republiky, vypitvána. Z jedinců bylo vyňato střevo a pod mikroskopem Olympus BX40 byla zkontrolována trávenina.

Na mikroskopu je připevněn fotoaparát Olympus C-5060, kterým byla trávenina zdokumentována.

Pro zjištění, zda se švábi na klusii živí pylem či pouze exudáty, byli použiti jedinci zkoumaného švába, kteří hladověli po dobu čtyř dnů. Po uplynutí této doby byli švábi umístěni do boxu, s 2 samčími květy *C. blattophila*, kde se měli možnost během 24 hodin krmit pouze na těchto květech. Nektaria květů *C. blattophila*, použitých v experimentu, byla označena 1% vodným roztokem fluoresceinu. Švábi byli ke květům umístěni po setmění a ponecháni do druhého dne, kdy byly samčí květy vyměněny za čerstvé, opět označené fluoresceinem. Takto byli ponecháni ještě do půlnoci a poté byli usmrceni a naloženi do 70% etanolu. Sběr *C. blattophila* probíhal ve skalnaté savaně, kde jsme díky dalším pokusům měli přehled o čerstvě rozvitých květech. Zabití švábi byli převezeni do České republiky, kde byli vypitváni za sejných podmínek, jako švábi s přirozenou potravou.

Při dalším pokusu byla označena nektaria samčích, čerstvě otevřených květů, 1% roztokem fluoresceinu. Nektaria byla označena injekční stříkačkou s jehlou, pro přesnější umístění roztoku. Poté byly květy kontrolovány v přibližně 10min intervalech, kontroly probíhaly mezi 19:00 - 1:00 hodinou. Pokud byli při kontrole objeveni krmící se švábi, byli ponecháni, aby se na květu nakrmili. Ve chvíli, kdy šváb začal opouštět květ, byl odloven a ponechán v uzavřeném boxu s dostatkem vody k pití, ale bez potravy. Po dvou dnech byli švábi přemístěni do jiného boxu, jejich trus byl zakápnut vodou, pro lepší pozorování fluoresceinu a vyfotografován pod lampou s UV světlem. Fotografie byla pořízena stejným způsobem, jako fotografie švábů z přírody (viz kapitola Fotodokumentace).

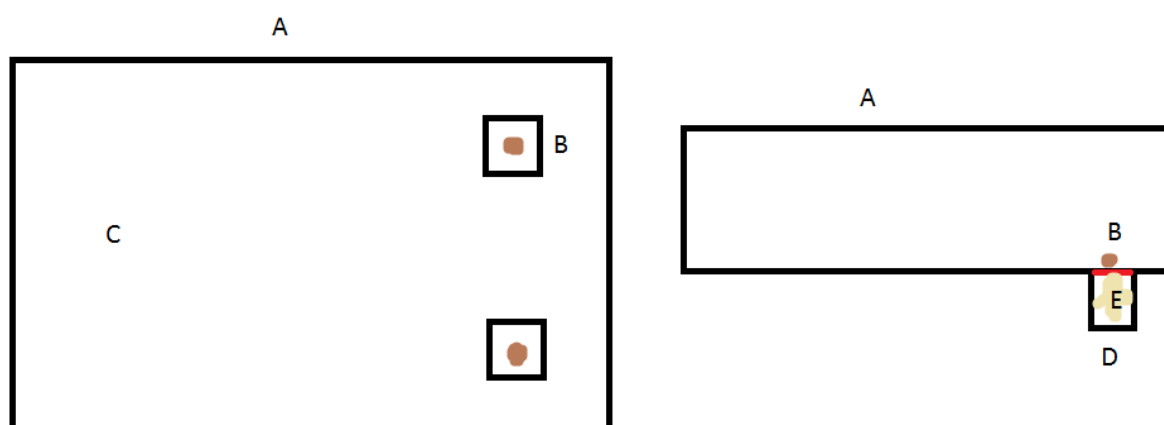
## 4.6. Chemická signalizace

### 4.6.1. Arénové pokusy- živé květy

Nasbírané šváby z přírody necháme jeden až dva dny aklimatizovat na potravu v zajetí. Následně je necháme hladovět po dobu 4 dnů. Takto připravené šváby použijeme do pokusu. Ten v terénních podmínkách začíná po setmění (po 19:00 místního času), kdy švábi v přírodě aktivují. Do pokusu jsem používal v terénu pouze nymfy, jelikož dospělci jsou celkem zdatní letci a během pokusů nenávratně opouštěli arénu.

Aréna na pokus je box o rozměrech 39 x 28 x 14 cm (Samla box), do kterého jsou vytvořeny 2 otvory o rozměrech 2 x 2cm ve dnu arény. Tyto otvory jsou umístěny u jedné z kratších stěn arény (viz Obr. 5). Pod těmito otvory jsou přilepeny menší boxy o průměru 3cm a výšce 5cm.

Mezi otvorem v malém boxu a tomu v aréně je vlepena síť, která zabrání pronikání švábů ke květům. Do malých boxů pod arénou jsou před pokusem umístěny čerstvé květy *C. blattophila*. Na otvory pod nimiž je umístěn květ, je před pokusem umístěna potrava, kterou v terénu tvořila hladká mouka umístěná ve víčku od zkumavek Eppendorf. Původně byla zamýšlena potrava jiná (ovesné vločky, krekry), bohužel švábi byli schopní si ji z místa s vůní odnést. Květy bylo nutné do spodních boxů umístit nejméně pět minut před začátkem pokusu, aby vůně procházela otvorem ve dnu arény.



Obrázek 5: Schéma arény použité na terénní behaviorální pokusy, vlevo pohled shora, vpravo pohled z boku; A aréna, B síť, na které leží potrava (na obr vpravo síť červeně), C místo vypouštění švábů, D malý box na květ, E květ

Aréna musí být před pokusem omytá lihem, aby se zabránilo kontaminaci nějakou chemikálií a odstranila se případná potrava. Omytou arénu ošetříme na bočních stěnách 2cm širokým pruhem vazelíny, aby se zabránilo úniku švábů. Po uplynutí doby 5 minut od vložení květu umístíme ke druhé kratší stěně, než je umístěna potrava, všech 20 švábů. Během pokusu, který trvá po dobu 20 minut, si zaznamenávám, kolik švábů se krmilo na té které potravě. Intervaly, v kterých byli švábi na potravě kontrolováni je 30s. Pokus byl po celou dobu natáčen na videokameru (Sony Handycam HDR-SR11E, Japan) s infračerveným světlem. Pro kontrolu, kolik je švábů na potravě, jsem používal červené světlo ve viditelném spektru.

Videa, natočená během pokusu, jsem vyhodnocoval za pomoci programu VLC media player. U videí jsem zaznamenával čas prvního příchodu na každou potravu, kolik jedinců prošlo místem ošetřeným vůní a kolik jedinců se během pokusu na potravě krmilo.

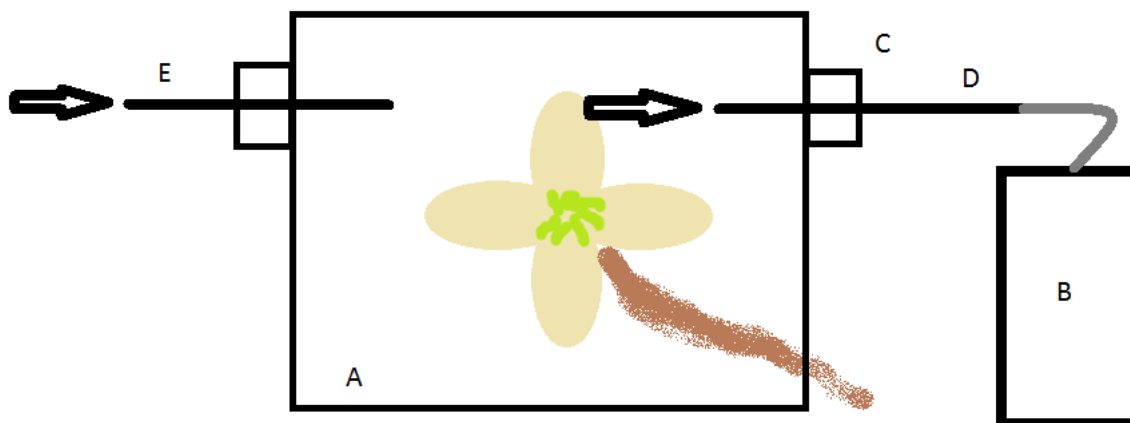
Pokus probíhal v ošetřeních samčí květ – samičí květ, samčí květ- kontrola, samičí květ-kontrola. Jako kontrola byly použity prázdné boxy, které by neměly vylučovat žádnou vůni. Květy rostliny *C. blattophila* byly použity čerstvě otevřené, tedy v první noci jejich kvetení.

Do boxů byly umístěny pouze květy, protože větvičky a další části rostliny vylučují při poškození lepivý latex. Květy jej sice vylučují také, ale v menším množství.

#### 4.6.2. Jímání vůní

Jímání vůní proběhlo stejnou metodou, jakou použil Mitrovský (2013), tzv. dynamický headspace, kdy jsou chemikálie jímány z uzavřené komory pomocí adsorbentu (viz Obr. 6). Vůně jímáme pomocí skleněných trubiček s adsorbentem (20mg nebo 40mg, Hayesep Q 80/100 Mesh 75 cc (CRS)) jimiž proudí vzduch nasávaný pumpičkou (PAS-500 Personal Air Sampler, Spectrex).

Květ rostliny je umístěn uvnitř komory vytvořené pečicím sáčkem, vzduchotěsně zataženým sponou. Jediný přístup vzduchu do této komory vede skrz trubičku s adsorbentem (40mg), tímto způsobem je zabráněno jímání chemikálií vyskytujících v okolí květu. Druhá trubička s adsorbentem (20mg) je umístěna na opačné straně sáčku a touto trubičkou prochází vůně květu, která je zachycována v adsorbentu. Na této trubičce je umístěna vzduchová pumpa s průtokem nastaveným na 100ml vzduchu za minutu. Trubičky vedly do komory s květem skrz teflonové průchodky, které bránily průchodu vzduchu do komory jinudy než přes adsorbent. Celofánová folie byla před použitím hodinu zahřívána na 60°C, poté byla zabalena do čisté hliníkové fólie a transportována na lokalitu.



Obrázek 6: Schéma jímání vůní metodou headspace, A komora vytvořená celofánovou folií kolem květu, B pumpička nasávající vzduch, C těsnící kroužek, D trubička s adsorbentem jímající vůni, E trubička s adsorbentem, jímajícím pachy z vnějšího prostředí; šipky naznačují směr proudění vzduchu

Pumpičky byly zapínány v 19:00, o půlnoci proběhla výměna baterií za nabité, které mají výdrž 9 hodin. V ranních hodinách byly pumpičky vypnuty, trubičky s najímanou vůní pečlivě zabaleny do pečicí folie alobalu a odneseny do kempu. V kempu se získávaly

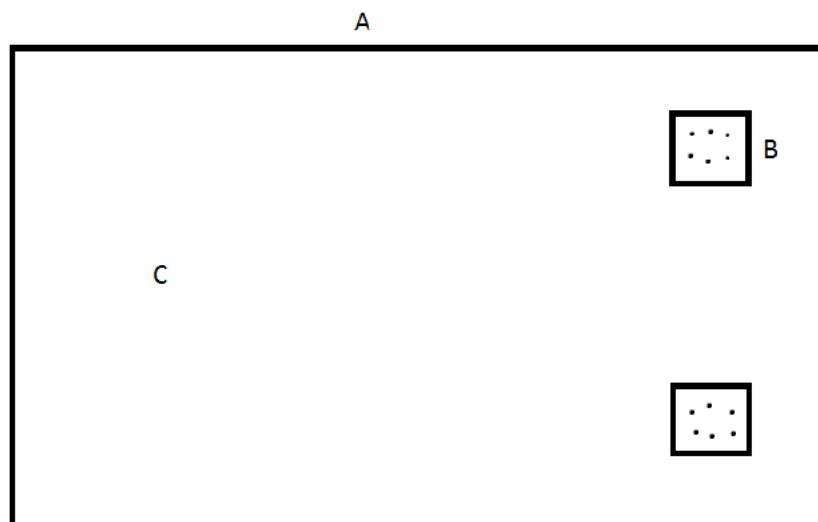
najímané chemikálie ze sorbentu trubiček vyplachováním. Vypláchnutí najímaných chemikálií jsme prováděli redestilovaným, tj. ještě jednou pročištěným, hexanem o objemu 0,5ml. Hexan s najímanými chemikáliemi byl uchováván ve vialkách, zabezpečených proti odparu chemikálií obalením v parafilmu a vialky byly skladovány v mrazících boxech. Během transportu do České republiky byly uskladněny v termoboxu s teplotou pod bodem mrazu.

Veškerá manipulace s folií na vytvoření komory, trubičkami se sorbentem, kroužky na uchycení trubiček a pásků na přichycení fólie k větvi s květem a pumpičkami, probíhala v latexových rukavicích, aby se zabránilo kontaminaci.

#### 4.6.3. Arénové pokusy- najímané vůně, acetoin

Arénové pokusy v laboratoři provádíme podobně jako pokusy terénní (viz Obr. 7). Na rozdíl od terénních pokusů byla použita větší aréna Velaz T IV ([www.velaz.cz](http://www.velaz.cz)), která má horní vnější rozměry 58,5 x 37,5 cm a výšku 20cm, plocha dna je 1802 cm<sup>2</sup>. Do arény jsou, namísto otvorů ve dně, u jedné z kratších stěn umístěny dva čtverce filtračního papíru (každý u jedné z delších stěn vzdálený 6cm). Čtverce jsou velké 6x6 cm a jsou z filtračního papíru Whatman, grade 6. Švábi byli na pokusy hladověni po 4 dny a poté byli použiti v pokusu. Arénu je nutné před každým pokusem umýt lihem, kvůli odstranění nečistot, a ošetřit vazelínou ředěnou parafínem, proti úniku švábů. Na každý pokus byly použité nové čtverce filtračního papíru.

Jako potrava byly v laboratoři používány ovesné vločky, které byly šváby odnášeny jen minimálně. Do těchto pokusů jsem zařadil i dospělé jedince švábů a to z důvodu nedostatku pokusných jedinců, ze stejného důvodu byli švábi používáni opakovaně. Švábi byli v zajetí dle mého názoru mnohem méně aktivní a dospělci se většinou vůbec nesnažili létat.



Obrázek 7: Schéma arény použité na behaviorální pokusy, A aréna, B prostor s potravou, C místo vypouštění švábů

Čtverce s filtračním papírem byly ošetřeny hexanem, který fungoval jako kontrola, nebo roztokem najímané vůně, nebo roztokem s rozpuštěným acetoinem. V pokusu s vůněmi bylo použito 50 $\mu$ l vůně (což odpovídá najímanému množství vůně za 1,25 hodiny) a 250 $\mu$ l hexanu, v roztoku s acetoinem bylo 2,2 $\mu$ g acetoinu (stejnostejné množství, jaké vyprodukuje samčí květ za 1,25 hodiny) v 300 $\mu$ l hexanového roztoku a jako kontrola sloužilo 300 $\mu$ l hexanu. Pokusy byly prováděny v těchto ošetřeních: vůně samčího květu – kontrola, vůně samičího květu – kontrola, acetoin – kontrola.

Během pokusu jsem zaznamenával každých 30s, kolik švábů se krmí na které potravě. Pokus trval 20 minut, jako pokusy v terénu. Pokus probíhal za umělého bílého osvětlení, které v zajetí fungovalo lépe než pokusy za tmy pod červeným osvětlením. Pokus byl nahráván na videokameru (Sony Handycam HDR-SR11E, Japan), pouze bez nočního režimu. Nahrávky jsem následně vyhodnotil za pomoci programu VLC media player. Zaznamenával jsem, stejně jako v terénním pokusu, dobu prvního nalezení potravy na jednom i na druhém ošetření. Déle byl zjišťován počet švábů, kteří proběhli ošetřeným územím a počet švábů, kteří se krmili na té které potravě v průběhu celého pokusu.

#### 4.6.4. Terénní pokus s květy

Tento pokus probíhal ve Francouzské Guyaně na lokalitě Nouragues inselberg. Před pokusem bylo nutné nalézt samičí květy rostliny *Clusia blattophila*. Díky pravidelným kontrolám na lokalitě jsme znali stáří květu. K samičímu květu otevřenému druhou noc,



tj. neprodukujícím acetoin, jsem umístil skleněnou vialku s 25mg acetoinu (viz Obr. 8) a po celou noc byl květ s takto pozměněnou vůní nahráván kamerou s infračerveným světlem pro noční vidění. Toto množství acetoinu bylo použito z důvodu stejného množství odparu po dobu 4-5 hodin, jako tomu bylo u samčích květů a tedy tyto odpary byly po tuto dobu srovnatelné. Vialku jsem umístil otvorem co nejbližší ke květu a připevnil jsem jí za pomoci parafilmu. Kameru jsem umisťoval na stativ a nechal nahrávat video, dokud se nevybila baterie. Nahrávka začínala po setmění (tj. v 19:00) a konec nahrávání byl po půlnoci. Statisticky analyzována byla pouze data příchodů a odchodů hmyzích návštěvníků mezi 19:00 – 24:00. Všechny nahrávky jsem následně shlédl v programu VLC media player a zapsal všechny návštěvníky květů a dobu jejich pobytu v květu. Pro srovnání byly použity nahrávky nemanipulovaných květů, kdy jsme znali jak stáří (stádium), tak i pohlaví květu. Všechny nahrávky byly prohlédnuty za pomoci programu VLC media player a byly zaznamenány veškeré příchody a odchody návštěvníků toho kterého květu. Výsledky záznamů s nemanipulovanými květy budou součástí diplomové práce Bc. J. Pince. Pro analýzu z těchto dat byly použity pouze počty návštěv švábů ve stejné době jak u květů s přidaným acetoinem.

Nahrávání pokusu probíhalo stejným typem kamery, která byla použita pro nahrávání behaviorálních pokusů. Kamera byla umístěna na stativu a byla ve voděodolném krytu pro případ nenadálých srážek. Květy klusie byly přivázány ke stativu, či jinak fixovány, aby se snížil třes květů v záznamu.



Obrázek 8: samčí květ v průběhu druhé noci kvetení s vialkou, obsahující acetoin

## 4.7. Statistika

Statistika byla počítána za pomoci programů Statistica 7, R i386 3.2.0 a programu S-Plus.

Morfologická, stejně, jako část s biologií švába, byla počítána v R programu, kde jsem použil do tabulek průměrné hodnoty a střední chybu průměru. Dále byl, po zkontrolování normálního rozdělení dat, v morfologické části použit dvouvýběrový t-test, na poměření rozdílů ve velikosti mezi samci a samicemi. Test byl použit bez Welschovy korekce, neboť rozptyl dat se nelišil mezi pohlavími.

Pokusy se šváby, prováděné v laboratorních a terénních podmínkách, byly analyzovány v programu R. Pro porovnání počtu švábů, krmících se ve 20. minutě pokusu, byl použit generalizovaný lineární model s kvazipoissonovým rozdělením. A pro porovnání počtu švábů, kteří se ve 20. minutě pokusu krmili, byly vytvořeny barploty se zobrazenými 95% intervaly spolehlivosti.

Data, získaná z manipulací s živými květy na lokalitě Nouragues inselberg, byla analyzována v programech S-Plus a Statistica 7. Pro výpočet počtu návštěv, vykonaných šváby, byl použit regresní model s kvazipoissonovým rozdělením. Jako závislá proměnná byl použit počet návštěv švábů na květu a jako nezávislou proměnnou jsem použil stádium květu. Následně byly post hoc testem porovnány jednotlivé hladiny, aby se zjistily případné rozdíly mezi jednotlivými páry různých stádií květů.

## 5. Výsledky

### 5.1. Biologie švába *A. platystylata*

#### 5.1.1. Charakteristika švába *A. platystylata*

U švába *A. platystylata* existují rozdíly ve velikosti těla mezi oběma pohlavími (viz Tab. 1), tyto rozdíly jsou relativně malé a při zběžném pohledu lehce přehlédnutelné, obzvláště u živých zvířat. Samci jsou větší než samice, mají delší křídla, ale téměř stejně široká, jako samice. Samice mají naopak širší zadeček a poměr zadečku vůči délce těla je výrazně lepší pro samice, což je pochopitelné, protože samice vytvářejí oothéku. Rozdíly existují i mezi jedinci stejného pohlaví a to jak v rámci jedné lokality, tak i mezi lokalitami (viz Tab. 2).

Tabulka 1: rozměry vybraných částí těla švába *A. platystylata*, měření bylo provedeno na jedincích z přírody, ale také odchovaných v zajetí. Je uveden průměr a střední chyba průměru. Také je spočítán rozdíl mezi pohlavími.

	samec	N	samice	N	p
	(mm)		(mm)		
délka od pronota po konec tegmin	12,47±0,09	12	11,82±0,12	11	<0.001
délka těla	10,26±0,29	8	9,62±0,10	10	0.035
šířka abdomenu	3,70±0,05	8	3,85±0,06	10	0.088
délka těla vůči šířce zadečku	2,78±0,10	8	2,51±0,05	10	0.020
délka pronota	2,25±0,06	13	2,21±0,07	12	0.671
šířka pronota	3,38±0,04	13	3,36±0,04	12	0.016
délka 1. tegminy	10,90±0,12	9	10,26±0,12	11	0.001
šířka 1. tegminy	2,98±0,08	7	2,93±0,05	10	0.623
délka hlavy	2,06±0,06	4	2,17±0,07	6	0.303
šířka hlavy	1,89±0,06	4	1,95±0,05	6	0.438
vzdálenost oko-oko	0,64±0,01	4	0,69±0,02	6	0.040
vzdálenost tykadlo-tykadlo	0,72±0,01	4	0,76±0,02	6	0.182
délka cerku	2,16±0,06	8	2,23±0,06	10	0.477

Tabulka 2: tabulka převzata z Hebardova popisu druhu (1921), uvedeny jsou rozměry švábů *A. platystylata* z různých lokalit, uvedena je minimální a maximální hodnota z dané lokality. Šedě jsou zvýrazněné mnou nasbírané hodnoty švábů sbíraných na lokalitě Nouragues inselberg

pohlaví	lokalita	N	délka těla	délka pronota	šířka pronota	délka 1. tegminy	šířka 1. tegminy	informace
			mm	mm	mm	mm	mm	
samec	Bartica, Britská Guyana	5	10,7-11,3	2,6-2,8	3,2-3,4	10,7-11,3	3,2-3,3	
samec	St. Jean du Maroni, Francouzská Guyana	2	9,2-10,5	2,7-2,8	3,4-3,6	11-11,3	3,2-3,3	
samec	Igarapé-Assu, Pará, Brazílie	1	10,7	2,7	3,5	11,3	3,3	typový exemplář
samec	Igarapé-Assu, Pará, Brazílie	9	9,3-11	2,4-2,8	3,3-3,8	10,7-12	3,1-3,7	paratypy
samec	Nouragues inselberg, Francouzská Guyana	8	9,1-11,7	1,9-2,6	3,2-3,5	10,3-11,3	2,6-3,0	
samice	Bartica, Britská Guyana	3	10-10,2	2,8-2,8	3,7-3,8	10,9-11	3,2-3,2	
samice	St. Jean du Maroni, Francouzská Guyana	1	9,4	2,6	3,4	10,7	3,1	
samice	Igarapé-Assu, Pará, Brazílie	1	10	2,7	3,6	10,9	3,2	allotyp
samice	Igarapé-Assu, Pará, Brazílie	1 2	9,6-11	2,7-3	3,3-3,8	10,8-11,7	3,2-3,6	paratypy
samice	Nouragues inselberg, Francouzská Guyana	1 0	9,1-10,2	1,9-2,6	3,2-3,5	9,9-11	2,6-3,1	

Dospělci švába *A. platystylata* jsou zbarveni světle hnědě a obě pohlaví jsou z dorzální strany téměř nerozlišitelná. Abdomen samice je o málo širší než abdomen samce a jeho okraje výrazněji prosvítají skrz tegminy (viz Obr. 10). Na tegminách jsou u obou pohlaví přítomné tmavší hnědé tečky (viz Obr. 16), což společně s trny na femuru prvního páru nohou je znak typický pro rod *Amazonina* (viz Obr. 17). Dalším znakem typickým pro rod *Amazonina*, jsou trny, viditelné za posledním sternitem (viz Obr. 18). Na pronotu je přítomná tmavě hnědá kresba (viz Obr. 15). Zbarvení pronota i křídel je u dospělců shodné, ale mezi různými jedinci se mohou vyskytovat mírné rozdíly.

Z ventrální strany už lze pozorovat jednoznačnější mezipohlavní rozdíly. Zatímco samice má poslední sternální štítek shodně široký jako předchozí štítky, samcův poslední sternit je

výrazně užší (viz Obr. 18). Mimo tohoto rozdílu, je přítomen i rozdíl v kresbě. Ventrální strana abdomenu je světle hnědá s tmavě hnědou až černou skvrnou v mediální rovině zadečku. Skvrna se obvykle táhne přes celou délku zadečku, pouze u některých samic je přerušovaná, či končí dříve než na konci abdomenu. Skvrna u samic se také v kaudálním směru spíše zužuje, zatímco skvrna na zadečku samců je na posledním sternitu téměř po jeho celé šířce a tvoří tak kresbu ve tvaru přesýpacích hodin (celkový pohled viz Obr. 9, diverzita ve zbarvení abdomenu viz Obr. 18). Nohy jsou zbarvené světle hnědě, bez kresby, s výraznými trny na holeni (tibia), méně výrazné trny jsou na femuru (viz Obr. 17).

Hlava je zbarvená světle hnědě, s tmavě hnědě zbarvenýma očima a tmavě hnědou kresbou. Základy tykadla jsou od sebe více vzdálené, než okraje očí. Mezi očima se táhne tmavě hnědý pruh. Dále je mezi tykadly tmavě hnědá skvrna ve tvaru M, pod tímto M jsou umístěné tři páry skvrn. První pár leží uvnitř M, druhý pod bází tykadla a třetí pod druhým párem o něco blíže k mediální rovině. Případný čtvrtý pár leží pod párem třetím, v mediální rovině. Skvrny mohou splývat a nemusí být příliš patrné (viz Obr. 13 a 14).

Nymfy jsou zbarvené spíše čokoládově hnědě, se světle hnědou kresbou. Ta je výrazná především na zadečku, kde je na tergálních štítcích přítomna v jednom až dvou párech. Kresba pronota nymf se liší od kresby dospělců, zatímco u dospělců jsou přítomné jednotlivé skvrny, u nymf se tyto skvrny slévají v několik pruhů (viz Obr. 15). Hlava nymf je zbarvena téměř jako u dospělců, jen jsou tmavé skvrny širší a častěji splývají. Z ventrální strany jsou nymfy zbarveny podobně jako dospělci, jen pohlaví lze odlišit hůře, kvůli menším rozměrům a podobného tvaru abdomenu. Dorzální strana abdomenu má u samčích nymf shodnou kresbu jako u nymf samičích, ale opět se vyskytují rozdíly mezi jedinci a pravděpodobně také mezi instary. Při bližším pohledu je možné u starších nymf rozeznat, podle tvaru posledního sternitu a podle zbarvení na něm, pohlaví daného jedince (pro porovnání Obr. 11 a 12, vpravo).

Oothéky švába *A. platystylata* jsou zbarvené tmavě hnědě s červeným nádechem (viz Obr. 19), tvar je poněkud proměnlivý. Na konci, který samice vytváří jako poslední, je někdy na oothéce přítomná boule, jindy chybí. Oothéky měří  $4,37 \pm 0,07$  mm na délku ( $n=8$ ), od švu po spodní stranu měří  $1,82 \pm 0,06$  mm ( $n=6$ ) a jsou široké  $1,43 \pm 0,15$  mm ( $n=4$ ). Při líhnutí se otevírá oothéka pravděpodobně ve středové části švu. Oothéky jsou na bocích pokryté jemnými rýhami, vedoucími podélně se švem. Dále jsou u některých oothék zevně viditelné svislé příčky mezi jednotlivými vajíčky. Uvnitř oothéky je svislá přepážka, dělicí vajíčka podélně do dvou řad.



Obrázek 9: ventrální pohled, samice vlevo, samec napravo, škála 5mm



Obrázek 10: dorzální pohled, samice vlevo, samec vpravo, škála 5mm



Obrázek 11: samčí nymfa, dorzální a ventrální pohled, škála 5mm



Obrázek 12: samčí nymfa, vlevo dorzální a vpravo ventrální pohled, škála 5mm





Obrázek 13: hlava samice s výraznou kresbou; vpravo hlava samice s méně výraznou kresbou; vlevo - světlé oči jsou způsobené uložením v lihu, škála 1mm

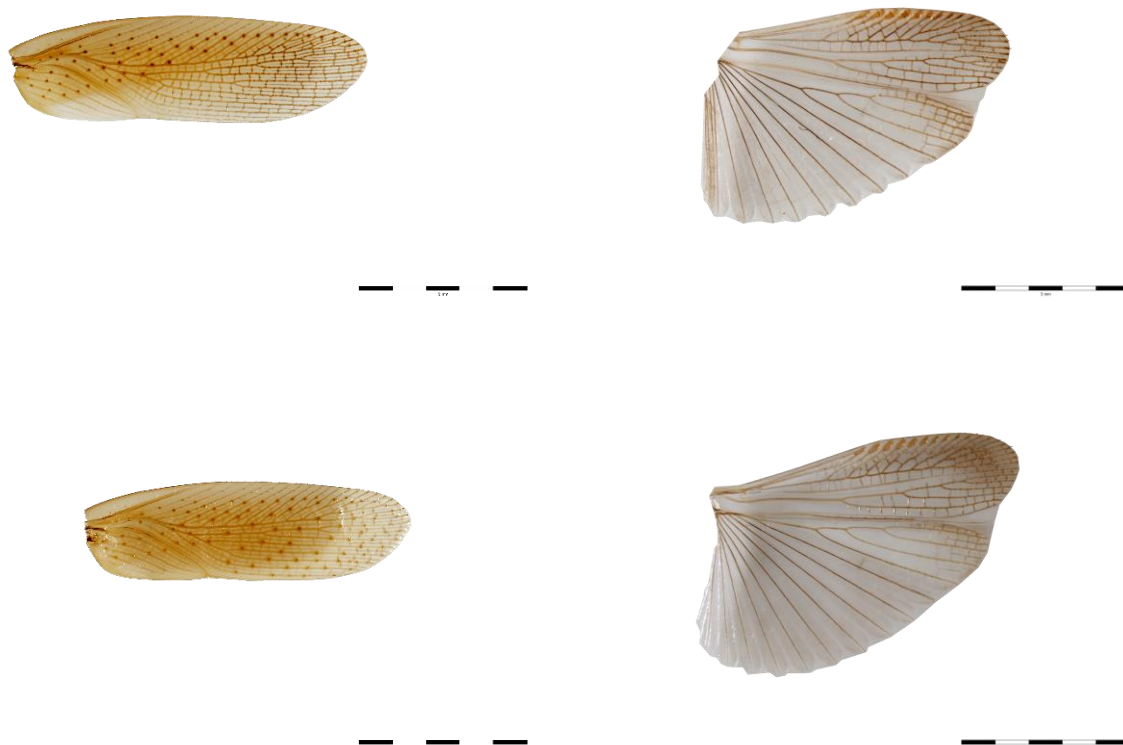


Obrázek 14: hlava samce; vlevo - světlé oči jsou způsobené uchováváním v lihu, škála 1mm



Obrázek 15: pronotum, vlevo samec, vpravo samičí nymfa, škála 2mm

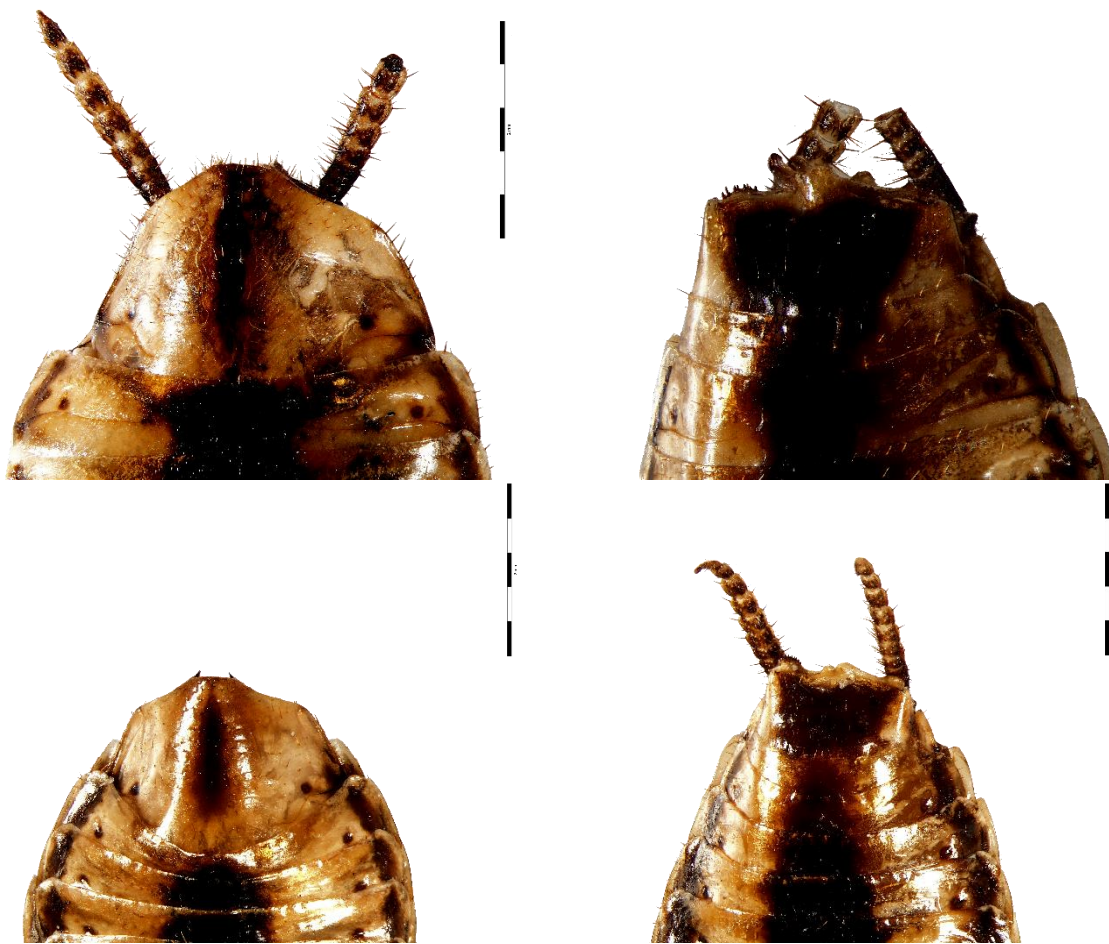




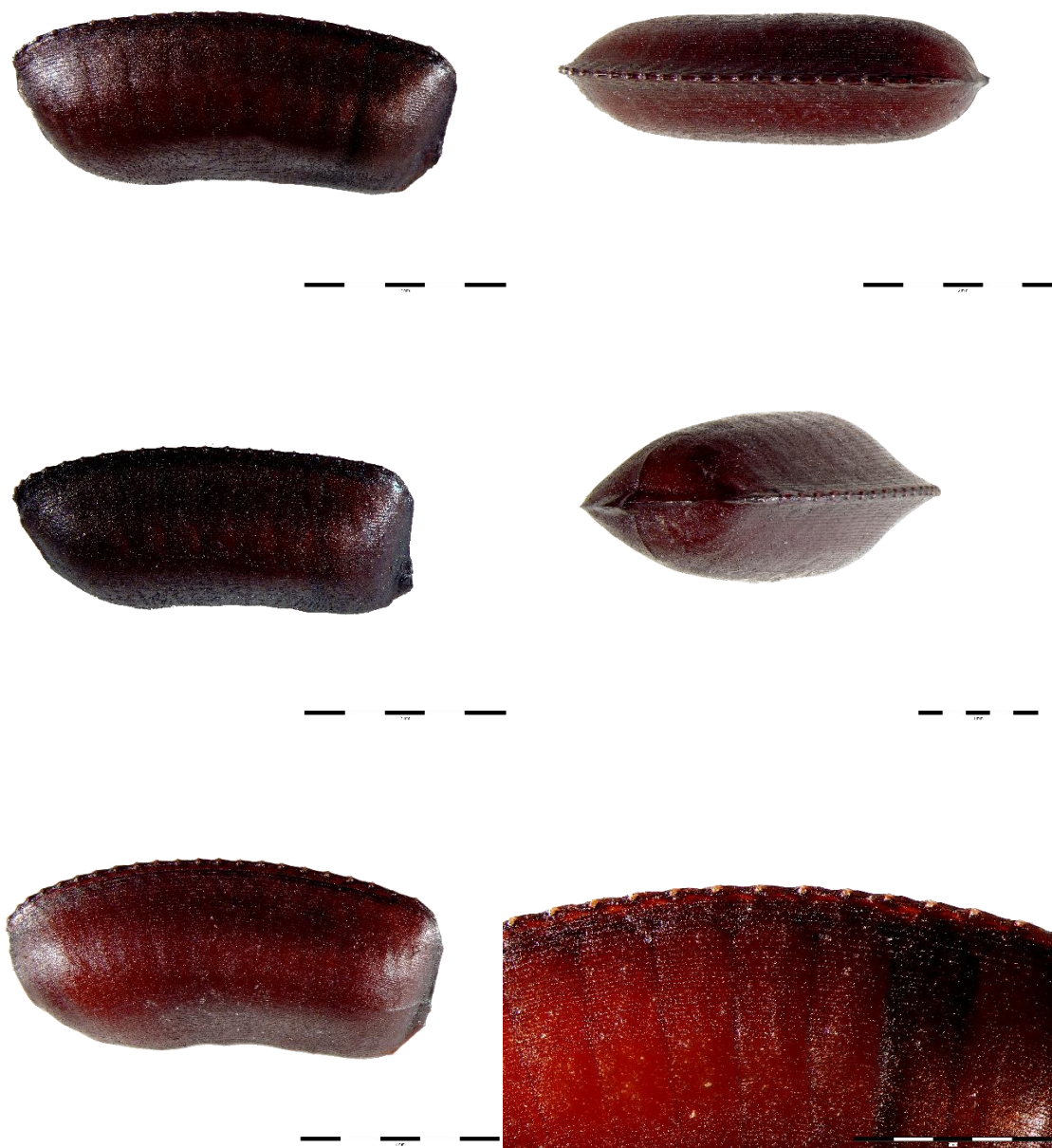
Obrázek 16: nahoře samičí křídlo, vlevo 1. páru, vpravo 2. páru; dole samčí křídlo, vlevo 1. pár křídel, vpravo druhý pár; škála 5mm



Obrázek 17: femury 1. páru nohou, vlevo samičí, vpravo samčí, škála 1mm; pro rod *Amazonina* je typické zkracování trnů distálně (zprava do leva) s posledními dvěma prodlouženými trny



Obrázek 18: abdomen, ventrální pohled na subgenitální destičku, samice vlevo (škála 2mm) samec vpravo (škála 1mm); spodní fotografie vlevo samice, vpravo samec ve stejném měřítku (škála 2mm), u samice jsou na spodní fotografii dobře patrné trny typické pro rod *Amazonina*



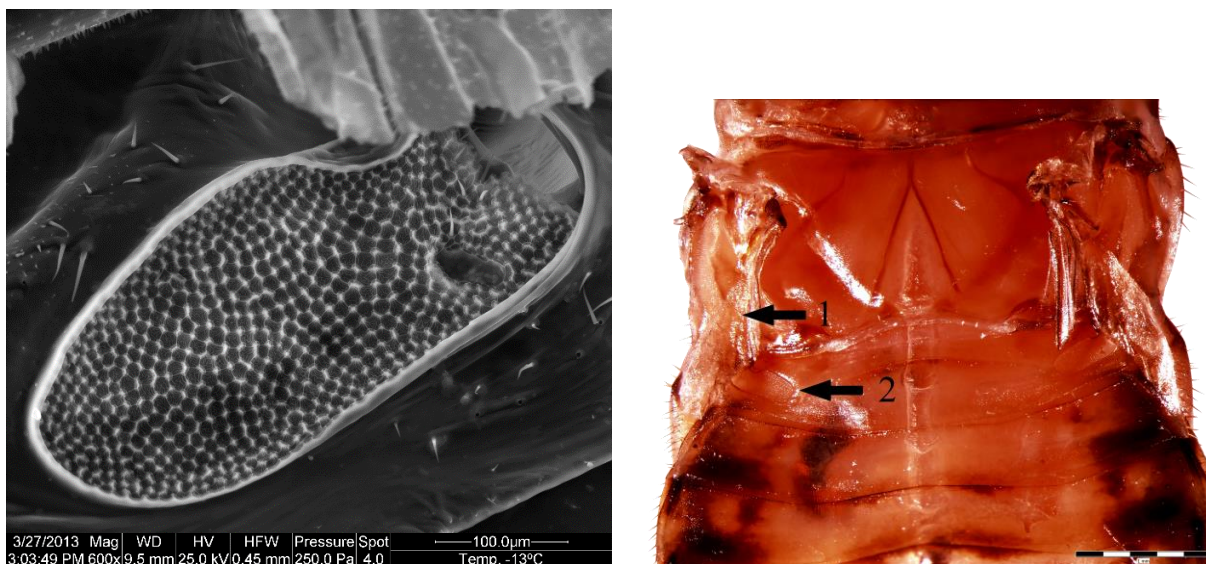
Obrázek 19: oothéky, levý sloupec - rozdíly ve tvaru a velikosti, škála 2mm; nahoře vpravo -pohled shora na šev oothéky, škála 2mm; vpravo uprostřed – detail konce, který je samicí vytvářen jako poslední, škála 1mm; vpravo dole – detail švu, škála 1mm

### 5.1.2. Morfologie

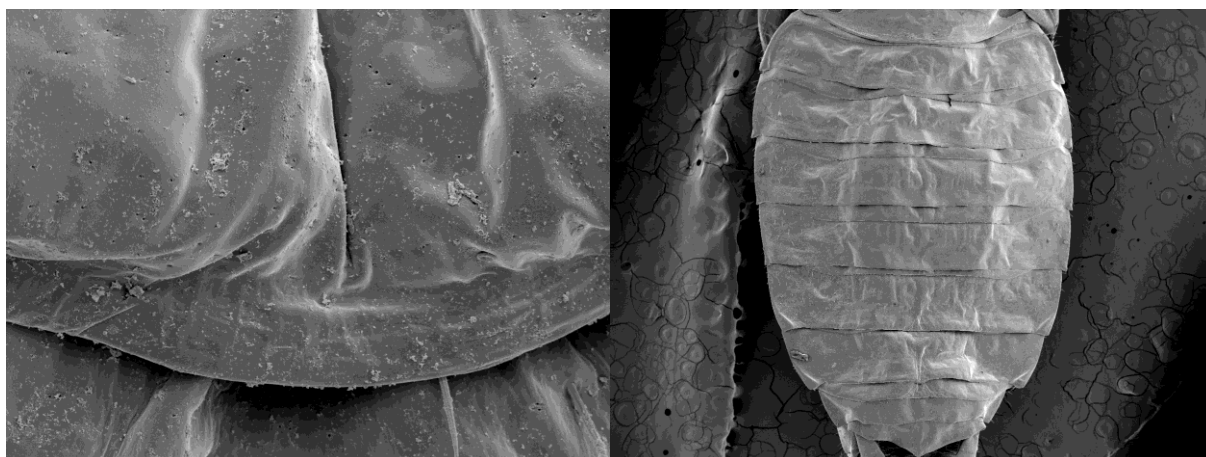
U švába *A. platystylata* byla za pomoci skenovacího elektronového mikroskopu prohlédnuta tergální část abdomenu. Na prvním tergálním štítu se vyskytují evaporatoria, která jsou přítomná u obou pohlaví. Evaporatoria jsou umístěna laterálně (viz Obr. 20 vpravo) a při dorzálním pohledu jsou skryta pod křídly. Podobná evaporatoria byla popsána u druhu *Cariblatta personata* (Brossut & Roth, 1977), tento druh patří do stejné podčeledi Pseudophyllodromiinae. Evaporatorium u *C. personata* je napojeno na žlázu, skrytou pod prvním tergitem a umístěnou v mediální části zadečku. Žlázy jsou u tohoto druhu velké 1,5mm. Evaporatorium u *A. platystylata* měří kolem 0,5mm x 0,2mm (měřeno na žláze zobrazené na Obr. 20 vpravo). Evaporatorium *A. platystylata* obsahuje kolem 550 houbových útvarů (spočítáno na žláze na Obr. 20 vlevo). Pro porovnání, evaporatorium *C. personata* obsahuje kolem 600 těchto útvarů (Brossut & Roth, 1977).

Roth (1969) popisuje morfologické modifikace na tergitech u samců, blíže neurčeného druhu z rodu *Amazonina*, konkrétně na 8. a 9. tergitu. Roth v těchto místech identifikoval morfologickou modifikaci povrchu, na základě čehož předpokládá přítomnost specializovaných žláz. U samic by tato žláza měla chybět, protože slouží k lákání samic před pářením. Podle mých pozorování se tergální modifikace u druhu *A. platystylata* vyskytuje jak u samců, tak i u samic (viz Obr. 21). U samic může být ve výrazné míře redukována a někdy je jen nepatrná (viz Obr. 22). Otvory v kutikule, spojené s vyústěním žláz jsou patrné na 6. - 9. tergitu (viz Obr. 21 vlevo), jsou umístěny především v mediální rovině a jsou přítomné u obou pohlaví.

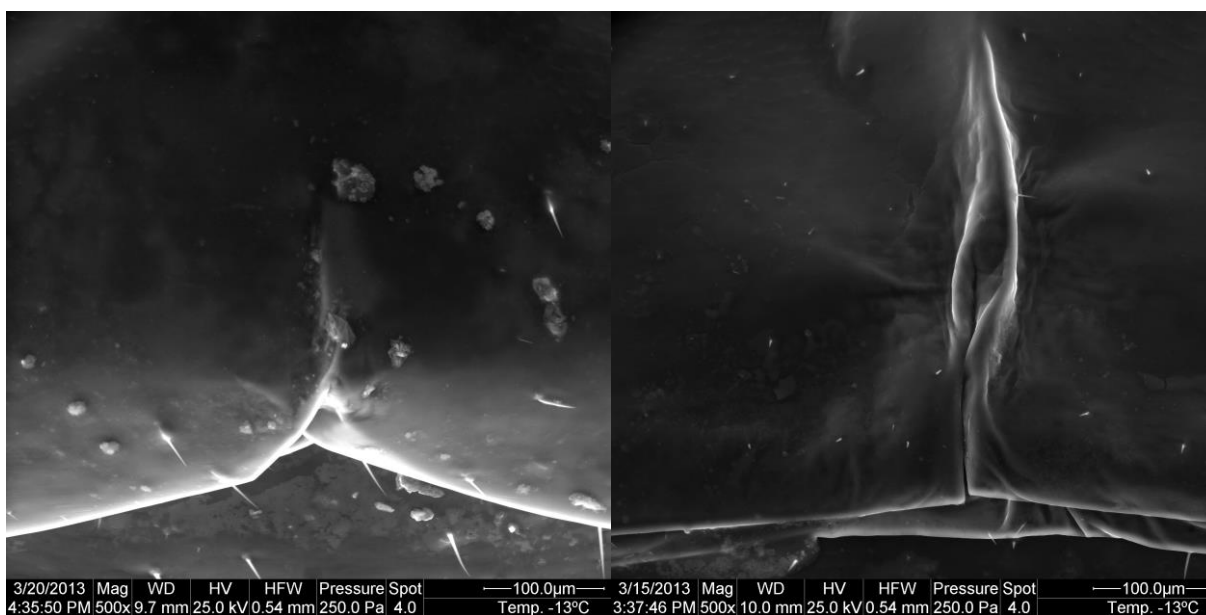




Obrázek 20: vlevo - evaporatorium, detail, samec; vpravo - 1 – báze křídla, 2 – evaporatorium, samice



Obrázek 21: vlevo - 7. tergít, u samice, viditelné je vyústění žláz (malé otvory kolem rýhy); vpravo – celkový pohled na samičí zadeček, viditelná tergální modifikace na 7. a 8. tergitu v mediální rovině



Obrázek 22: vlevo modifikace na samičím 7. tergitu; vpravo modifikace na 7. samčím tergitu

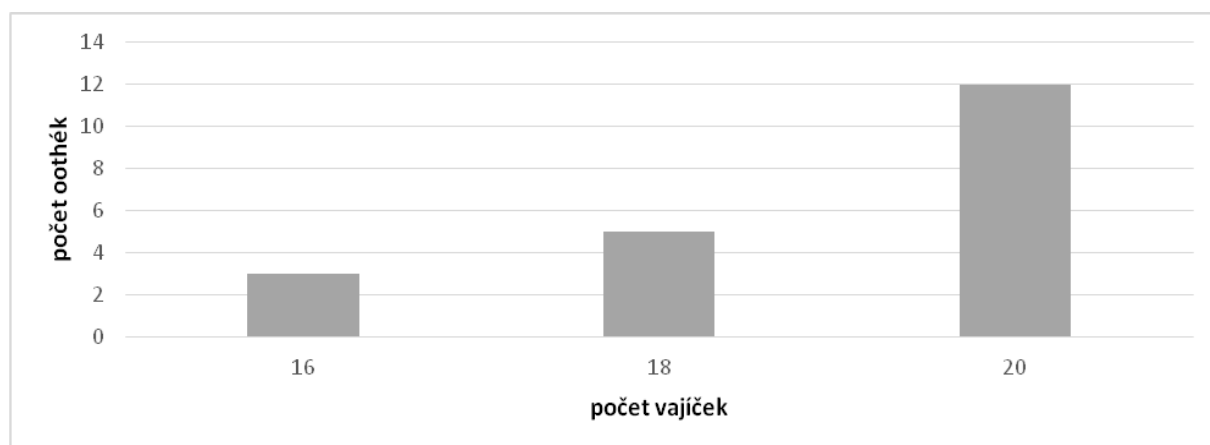
### 5.1.3. Reprodukce

Bohužel se nepodařilo pozorovat úspěšné námluvy. Několikrát jsem pozoroval pouze neúspěšné dvoření, které skončilo odehnáním samice. Samec se po kontaktu tykadly se samicí otočí, zadečkem k ní, a zvedne oba páry křídel, poté natáhne zadeček a mírně jej nahrbí, pravděpodobně aby mohl lépe šířit feromony z tergální žlázy v koncové části zadečku. Samec s nahrbeným zadečkem také vibruje, pravděpodobně aby se feromon lépe šířil. Poté samice k samci přijde a krmí se na tergální straně zadečku samce, blíže k abdominálnímu konci. Protože jsem nepozoroval úspěšné námluvy, lze o jejich dalším průběhu pouze spekulovat (viz Diskuse).

Páření, ale bez pozorování námluv, bylo zaznamenáno dvakrát, z toho jedno páření již nějakou dobu probíhalo, protože bylo pozorováno po dobu 10 minut, druhé pozorované páření trvalo 56 minut, obě páření proběhla dva dny před začátkem tvorby oothéky. Páření probíhá v pozici pro šváby klasické, tedy v end-to-end pozici (tzn. zadečky k sobě a hlavami od sebe). Stopy po páření byly na samici pozorovatelné ještě několik hodin po kopulaci, kdy samice má pohlavní cesty zevně dočasně zalepené bílou látkou, kterou po nějaké době pozře. Jedná se pravděpodobně o spermatofor (Gordh & Headrick, 2001), který samec předává při kopulaci samici. Krátce po spáření (aniž by toto bylo pozorováno) byly spatřeny dvě další samice s bílou látkou na konci abdomenu, tedy stopou po páření, jeden a dva dny před vytvořením oothéky.

Na pozorování biologie bylo připraveno deset samic, sedm z nich sneslo aspoň jednu oothéku. Zbylé tři uhynuly před vytvořením oothéky. Nejnižší počet odložených oothék byly dvě, nejvyšší byl 18 oothék (viz Tab. 3). Samice, které vytvořily oothéku, jich průměrně vytvořily  $10,14 \pm 1,98$  ( $n=7$ ) oothéky (průměr a směrodatná odchylka). Samice nosí oothéku  $31,66 \pm 1,6$  hodiny,  $n=58$ . Samicím trvá po odložení oothéky více než 5 dní ( $5,66 \pm 0,14$  dne,  $n=61$ ), dokud nevytvoří novou. Nejrychleji samice vytvořila oothéku za tři dny po odložení té předchozí, nejdelší interval byl osm dní. Inkubační doba oothéky trvala v průměru  $34,52 \pm 0,43$  ( $n=29$ ) dne. Po uplynutí této doby se z oothék vylíhlo mezi 7 a 20 nymfami ( $17,8 \pm 0,57$ ,  $n=30$ ). Z prvních oothék se úspěšně odinkubovaly pouze některé, toto bylo způsobeno špatnými inkubačními podmínkami ze začátku pozorování. Ve 20 vypitvaných oothékách bylo 16 až 20 vajíček, což odpovídá i vylíhlým nymfám v předchozím pozorování. Vajíčka jsou v oothékách umístěny v sudém počtu (viz Graf 1). V oothéce jsou umístěné ve dvou řadách oddělených přepážkou a jednotlivé páry jsou posunuté přibližně o jednu polovinu vajíčka.

Samice, které se rozmnožily ( $n=7$ ) žily  $85,14 \pm 13,04$  dnů, nejdelší pozorovaná doba dožití byla 148 dnů. Tato samice také za život snesla nejvíce oothék, avšak u této samice nedošlo k úspěšné inkubaci žádné z jejích oothék. Jednou z rozmnožených samic (se dvěma oothékami a 34 dny v dospělosti) se taktéž nevylíhla žádná oothéka, u této samice mohla být chyba ve špatné vlhkosti při inkubaci oothék. Samice s druhou nejnižší dobou dožití, tj. 70 dní, se úspěšně odinkubovalo všech 5 oothék. Celková úspěšnost inkubace oothék byla 42,25%. První dospělci se, u nymf vylíhlých mezi 25. - 28. 1. 2014, začali objevovat za 123 dnů od vylíhnutí posledních z nich, zatímco nymfy vylíhlé mezi 16. - 19. 2. 2014 za 137 dní.



Graf 1: Počty vajíček na oothéku

Tabulka 3: Reprodukce *Amazonina platystylata*, počet samic- součet samic, které dosáhly snesení oothéky s daným pořadím; celková doba nošení- počet hodin od zpozorování počátku tvorby oothéky až po její odložení

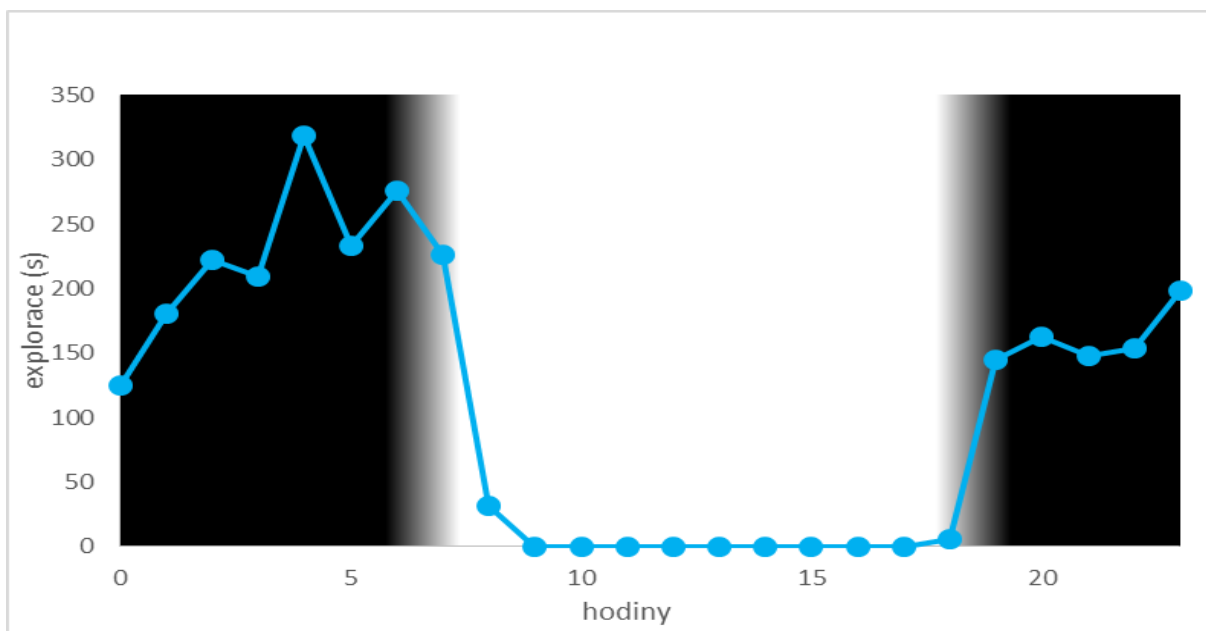
pořadí oothéky	N	doba od poslední snůšky	N	délka nošení oothéky	N	inkubační doba	N	vylíhnuté nymfy	N
		(dny)		(hodiny)		(dny)		(počet)	
1	7			34,5±4,5	2	36	1	19	1
2	7	6,00±0,45	5	35,00±6,32	3	35	1	12	1
3	6	5,83±0,60	6	36,15±5,31	6	36,50±1,76	4	17,25±1,38	4
4	6	6,33±0,76	6	34,75±9,23	5	34,67±1,67	3	16,33±2,67	3
5	6	5,50±0,43	6	27,07±3,75	6	35,80±0,97	5	16,20±2,35	5
6	5	6,00±0,55	5	41,55±6,83	5	34,00±2,00	2	19,00±1,00	2
7	5	5,00±0,63	5	22,40±3,53	5	33,67±1,20	3	18,33±1,20	3
8	5	5,80±0,49	5	20,72±3,65	5	33,00±1,00	3	19,67±0,33	3
9	5	5,00±0,00	4	30,96±2,48	4	33,33±0,33	4	18,75±0,75	4
10	5	5,00±0,32	5	30,10±4,92	5	32,50±1,50	2	19,00±1,00	2
11	4	5,50±0,50	4	29,64±5,46	4	34	1	20	1
12	4	5,25±0,25	4	42,89±1,87	4	34	1	19	1
13	1	6	1	27,5	1	Nevylíhnuté	0	Nevylíhnuté	0
14	1	7	1	51,83	1	Nevylíhnuté	0	Nevylíhnuté	0
15	1	6	1	43,92	1	Nevylíhnuté	0	Nevylíhnuté	0
16	1	6	1	23,83	1	Nevylíhnuté	0	Nevylíhnuté	0
17	1	6	1	26,25	1	Nevylíhnuté	0	Nevylíhnuté	0
18	1	6	1	20,5	1	Nevylíhnuté	0	Nevylíhnuté	0
celkem		5,66±0,14	61	31,52±1,71	52	34,52±0,43	29	17,80±0,57	30



#### 5.1.4. Aktivita

Šváb *A. platystylata* je spíše nočním živočichem a jeho aktivita je v době, kdy je světlo jen minimální. V průběhu dvou nocí a jednoho dne jsem kamerou zaznamenával aktivitu několika jedinců tohoto druhu. Po východu slunce značně opadala aktivita švábů mimo úkryt (Graf 2) a do setmění zůstali v úkrytech, aniž by je opouštěli. Po setmění opět začali aktivovat i mimo úkryty. V průběhu noci byly rozdíly v aktivitě, ty ovšem mohly být způsobené malým počtem zdokumentovaných nocí.

V na lokalitě vycházelo slunce kolem 6:00 a zapadalo kolem 18:00. Explorace švábů mimo úkryt byla před 9:00 ukončena a švábi do 17:00 neopouštěli úkryty. V přírodě jsem nepozoroval opouštění úkrytu do 19:00, dřívější aktivita v pozorování byla zřejmě způsobena deštěm, protože se výrazně zešeřilo.



Graf 2: Explorace švábů v průběhu dne, osa x hodiny, osa y doba explorační ve vteřinách, černě je noc, bíle den

#### 5.1.5. Potrava

Potravou dostupnou pro *A. platystylata* jsou, na lokalitě Nouragues inselberg, především sinice, porůstající skalnatý masiv. Dále mohou požírat různé rostliny (klusie, bromélie, tilandsie a další) a odumřelý odpad z těchto rostlin. Šváby bylo možné pozorovat na listech klusie *C. blattophila*, kde se mohli živit povrchem listů, listy samotné nejevily známky poškození. Stejný případ je i s květy této rostliny. Při krmení na sinicích porůstajících skálu (viz Obr. 23, vlevo nahoře) jsem je pozoroval pouze během poslední návštěvy inselbergu, avšak jednalo se spíše o přehlédnutí tohoto jevu z mé strany. Dále bylo možné pozorovat *A. platystylata* na květenstvích bromélie druhu *Pitcairnia geyskesii*, kde se živilo pravděpodobně nektarem. Na těchto rostlinách se vyskytovali i na poškozených květech, nebo poblíž ostnohřbetek (Obr. 23, vpravo nahoře), pokud o ně nepečovali a nestrážili je mravenci. Lze předpokládat, že se švábi přižívovali i produkovanou medovicí.

Během pitev švábů, nasbíraných na lokalitě (N=5) a švábů umístěných s květem klusie (N=3), jsem v jejich trávenině pozoroval řasy a sinice (Obr. 20, vpravo uprostřed), které lze dobře rozpoznat od dalšího materiálu, a jsou pravděpodobně hůře stravitelné. Při pitvách byl také pozorován pyl (Obr. 23, vpravo dole), který ovšem nepatří klusii *C. blattophila*. Tento pyl byl velmi malý a nebyl trikolpátní, jako je tomu u klusie. Dále trávenina obsahovala trichomy blíže neurčených rostlin (viz Obr. 23, vlevo dole). Rozdíly mezi pitvanými zvířaty přímo z přírody a těmi, co byly umístěny po více jak 24 hodin pouze s květy klusie *C. blattophila*, nebyly nijak výrazné a ani v jednom z pitvaných zvířat jsem nenalezl pyl klusie.

Na lokalitě inselberg jsem také zkoumal požívání exudátů klusie. Švábi, sebraní na samčích květech označených roztokem fluoresceinu (N=5), byli ponecháni po dva dny bez potravy v malých boxech, poté byli přesunuti a trus zbylý v boxech byl prohlédnut pod UV lampou, zda je přítomen fluorescein. Ten se v trusu švábů objevil (Obr. 23, vlevo uprostřed), proto lze říci, že exudáty klusie *C. blattophila* tvoří součást potravy švábů v přirozených podmínkách.



Obrázek 23: nahoře vlevo - dospělec švába *A. platystylata* při požívání sinic na Inselbergu; nahoře vpravo - nymfa na květenství bromélie rodu *Pitcairnia geyskesii*, na levé straně jsou ostnohřbetky produkující medovici, kterou se pravděpodobně *A. platystylata* také živí; uprostřed vlevo - trus s fluoresceinem po požívání obarvených exudátů klusie; uprostřed vpravo - vlákno sinice z tráveniny; dole vlevo - trichomy různých rostlin; dole vpravo - pylové zrno

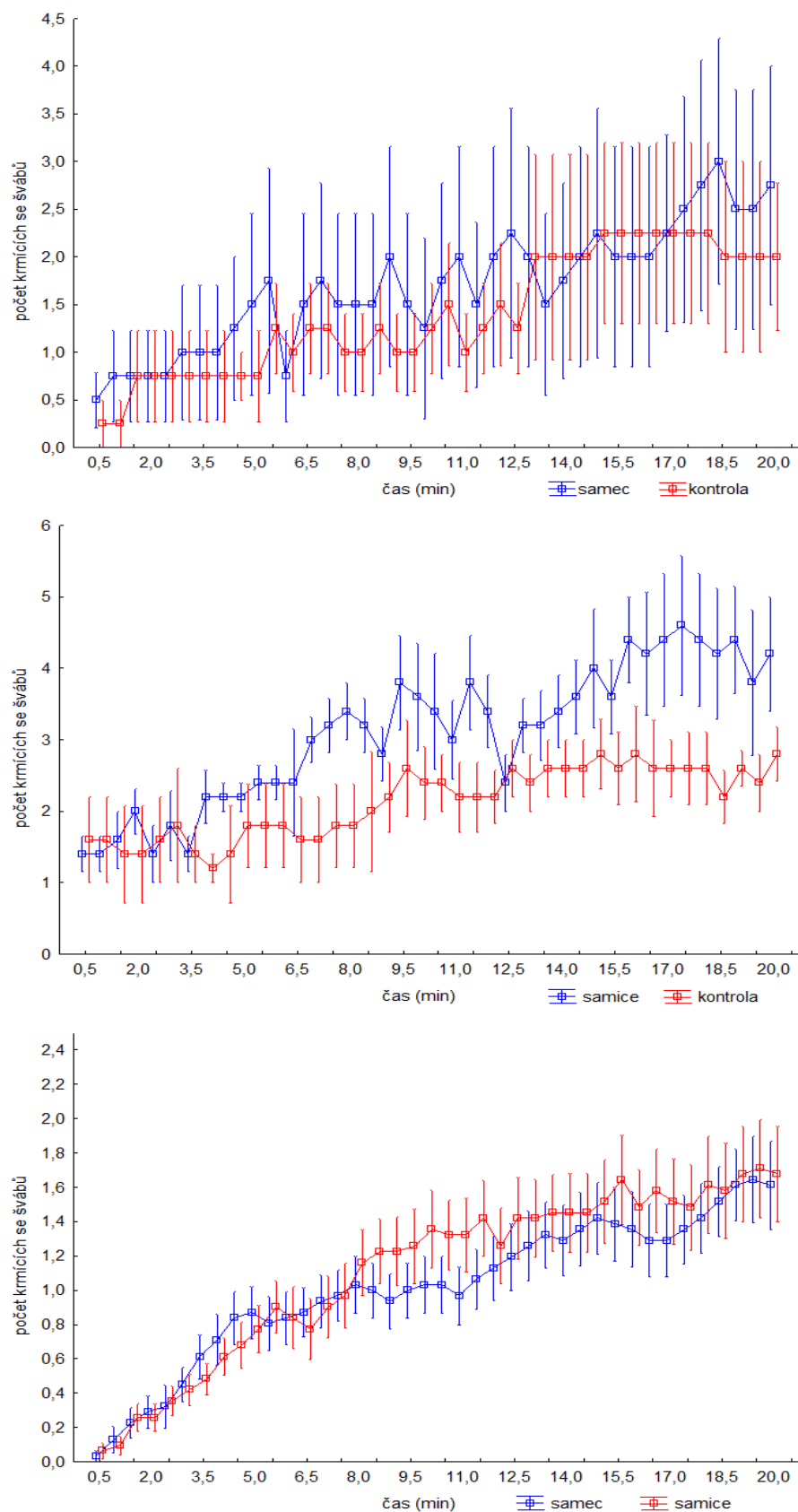
## 5.2.Chemická signalizace

### 5.2.1. Arénové pokusy, terén

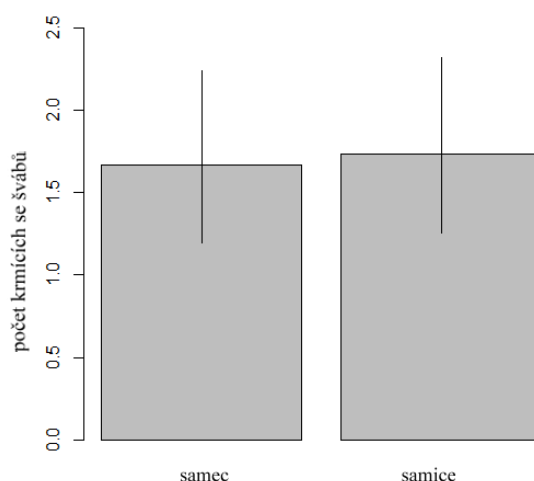
V behaviorálních pokusech, provedených v terénu, lze pozorovat trend k vyšší návštěvnosti květů oproti kontrole (viz Graf 3, nahoře a uprostřed). Samčí a samičí květy se mezi sebou nelišily (viz Graf 3, dole). Z výsledků je patrný vliv vůně produkované klusíí na rozhodování švábů při výběru potravy. Všechny grafy jsou se zobrazeným průměrem a střední chybou průměru.

Při porovnání počtu jedinců, kteří se živili na té které potravě během 20. minuty pokusu, se neprojevíly rozdíly mezi potravou, pod níž byl umístěn samčí květ a potravou, pod níž byl umístěn samičí květ (viz Graf 4).

Při porovnání počtu švábů, krmících se na konci pokusu, tedy ve 20. minutě pokusu, se nepodařilo prokázat rozdíly mezi potravou, pod níž byl samčí květ, v porovnání s potravou, pod níž byl samičí květ  $F_{1,58}=0,0306$ ,  $p=0,8618$ ,  $N=30$ . Počty krmících se švábů na potravách s ošetřeními samičí květ – kontrola a samčí květ – kontrola, nejsou spočítány výsledné hodnoty, neboť byl udělán příliš nízký počet těchto pokusů.



Graf 3: behaviorální pokus v terénu, nahoře – počet švábů, krmících se na potravě, pod níž byl umístěn čerstvý samčí květ oproti potravě kontrolní; uprostřed - počet švábů, krmících se na potravě, pod níž byl samičí květ a na potravě kontrolní; dole porovnání počtu švábů na potravě, pod níž byl čerstvý samčí květ v porovnání s potravou, pod níž byl čerstvý samičí květ



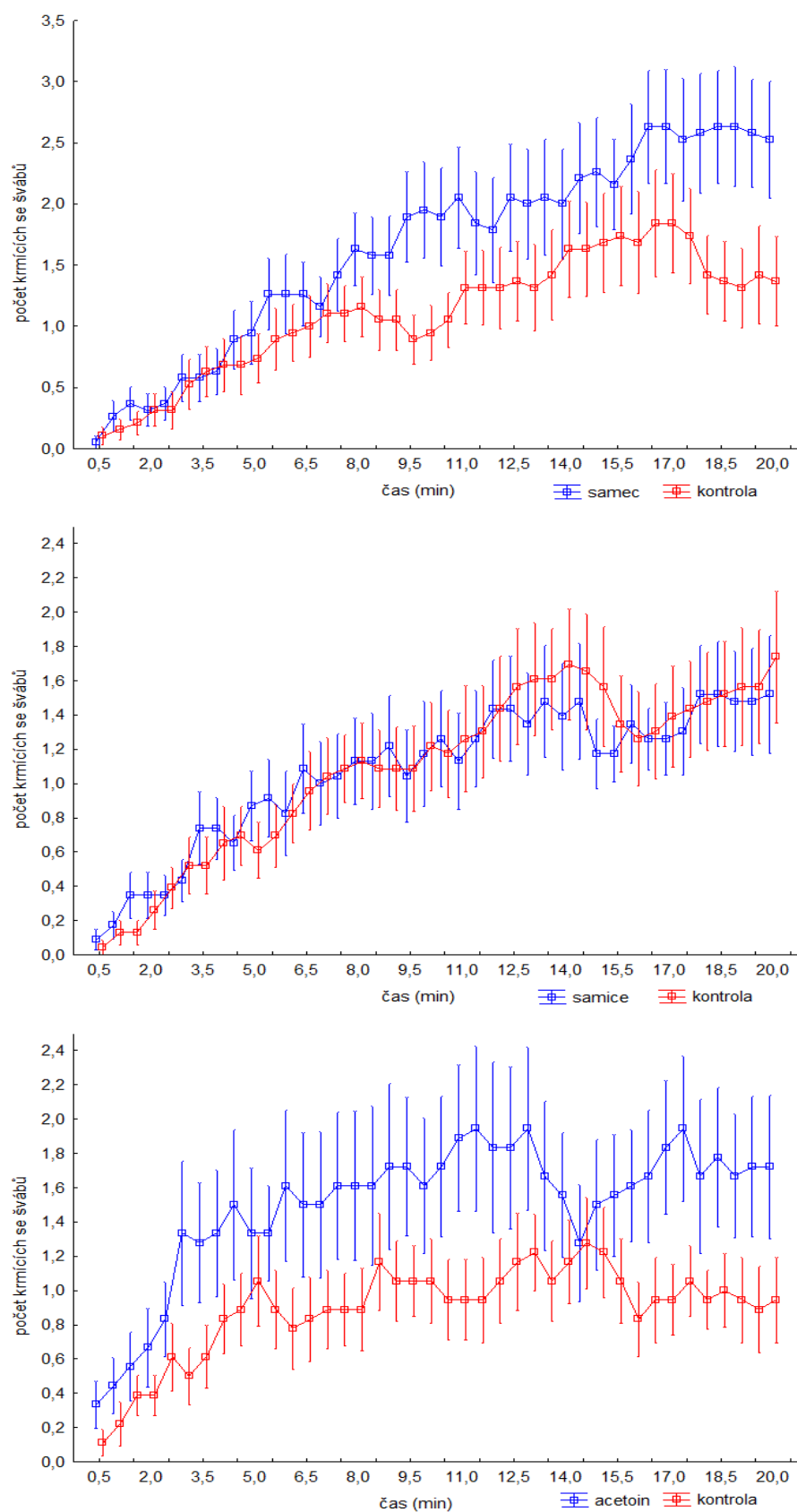
Graf 4: počet švábů, kteří se krmili na potravě ve 20. minutě pokusu; porovnání počtu švábů krmících se na potravě, pod níž byl umístěn samčí květ, v porovnání s potravou, pod níž byl umístěn čerstvě rozvitý květ samičí, jsou zobrazeny 95% intervaly spolehlivosti

#### 5.2.2. Arénové pokusy, laboratoř

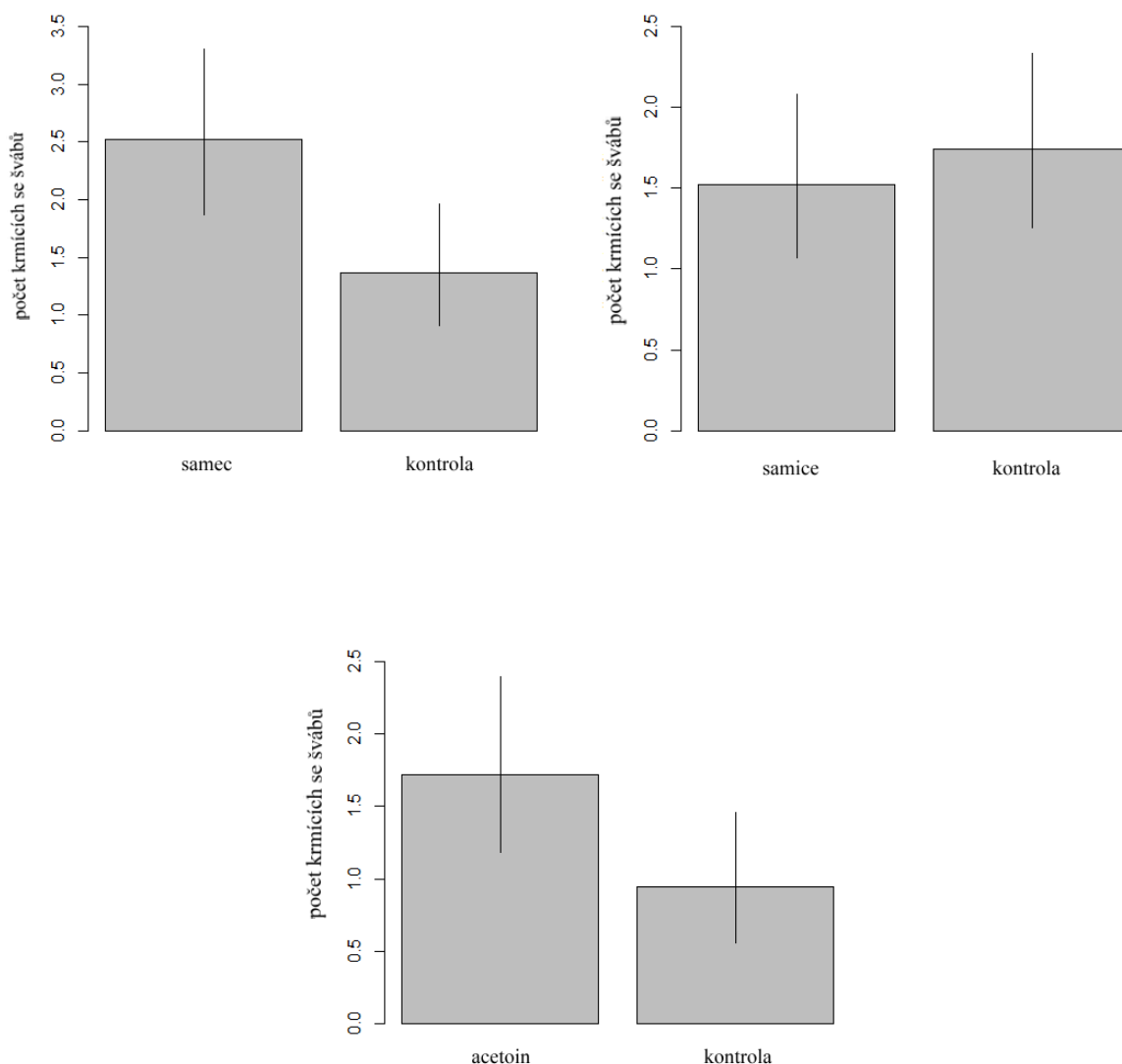
U laboratorních pokusů byl trend k vyšší návštěvnosti jak potravý ošetřený samčí vůní květu, tak i potravý ošetřený acetoinem, oproti kontrolní potravě, kde se šváby krmilo méně (viz Graf 5). Oproti pokusům v terénu, přímo s živými květy, byl největší rozdíl v množství návštěv na potravě ošetřené samičí vůní květu, u tohoto ošetření se trend vyšší návštěvnosti oproti kontrole neprojevoval.

Počet švábů, kteří se krmili ve 20. minutě pokusu, můžeme porovnat na Grafu 6. Z těchto grafů se zdá, že jak samčí vůně květu, tak i acetoinem ošetřená potrava je pro šváby atraktivnější, než potrava kontrolní. U vůně čerstvého samičího květu se tento trend neobjevuje.

Behaviorální pokusy, prováděné v laboratoři se signifikantně nelišily, mezi ošetřeními a kontrolní potravou. Pokus samčí vůně květu vůči kontrole měl ve 20. minutě hodnoty  $F_{1,36}=3,6726$ ,  $p=0,06328$ ,  $N=19$ . Tento pokus byl na hranici průkaznosti, a proto nelze s jistotou prohlásit, že samčí květ je pro šváby atraktivnější, než potrava kontrolní. Pokus samičí vůně květu proti kontrole vyšel  $F_{1,44}=0,01789$ ,  $p=0,6744$ ,  $N=23$  a o tomto pokusu lze říci, že se počet švábů krmících se na potravě ošetřené vůní samičího květu, ani na potravě kontrolní neliší. Behaviorální pokus s potravou, označenou acetoinem, vůči potravě kontrolní, vyšel  $F_{1,34}=2,755$ ,  $p=0,1063$ ,  $N=18$  a lze říci, že se potrava ošetřená acetoinem neliší v počtu návštěv oproti potravě kontrolní.



Graf 5: Behaviorální pokus, nahoře - porovnání počtu jedinců na potravě označené samčí vůní a kontrolní potravou; uprostřed - porovnání potravě označené samičí vůní vůči kontrolní potravě; dole - porovnání potravě označené acetoinem a kontrolní potravě; je uveden průměr krmících se jedinců po 30s a střední chyba průměru



Graf 6: počet švábů, kteří se krmili na jednotlivých potravinách ve 20. minutě pokusu; vlevo nahoře - porovnání vůně samčího květu oproti kontrole; nahoře vpravo - porovnání vůně samičího květu vůči kontrole; dole - porovnání acetoinu vůči kontrole

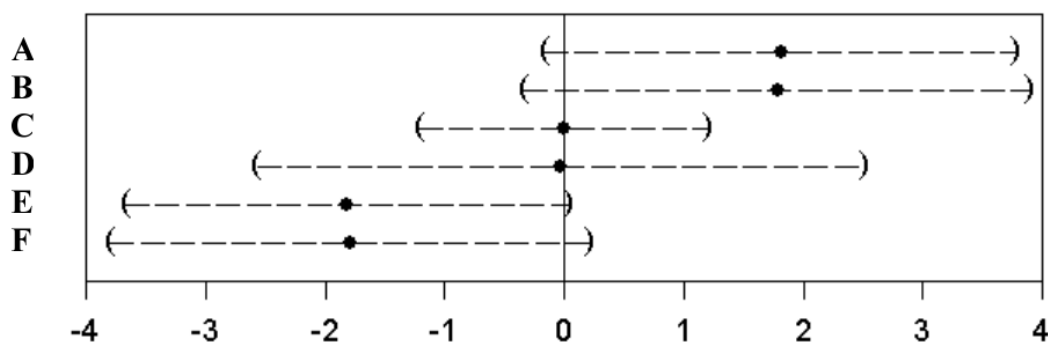
### 5.2.3. Terénní pokus s květy *C. blattophila*

Manipulací s různými stádii květů klusie jsem chtěl prokázat vliv acetoinu na chování švába *A. platystylata*. Proto byl analyzován počet návštěv švábů na jednotlivých stádiích květů, tedy samčího v první noci kvetení, samičího květu v první noci po otevření, samičího květu ve druhé noci po otevření a téhož stadia s přidáním acetoinem (25  $\mu$ g), který měl imitovat květ samčí. Na analýzu byl použit regresní model s kvazi-poissonovským rozdělením. Jako závislá byl použit počet návštěv na květu a jako nezávislá proměnná bylo použito stádium květu. Návštěvnost mezi jednotlivými stádii květu se signifikantně liší ( $F_{3,48} = 5,4$ ;  $p = 0,003$ ). Dále byly post hoc testem zkoumány jednotlivé hladiny, kde nebyly rozdíly shledány

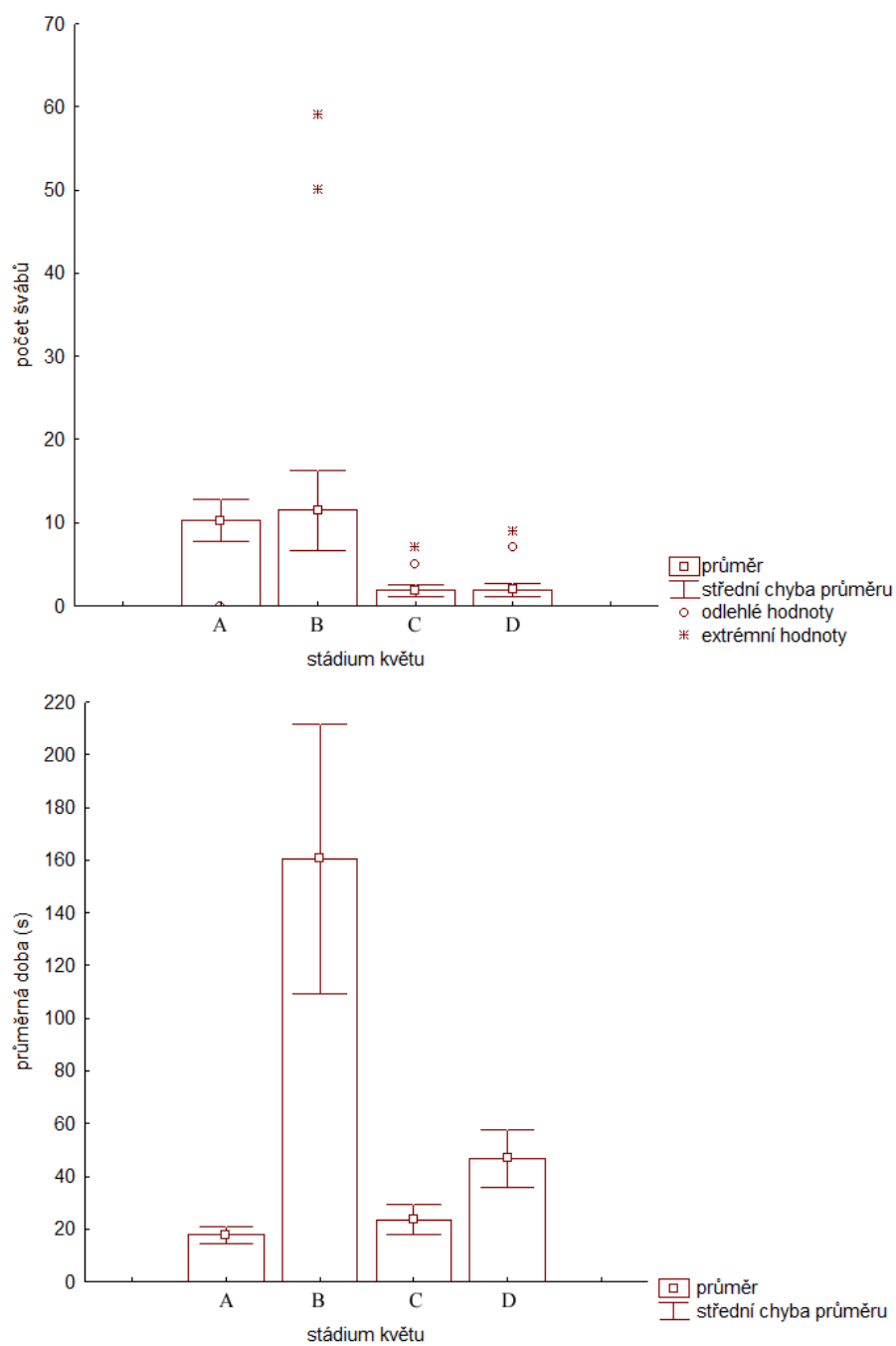


signifikantně průkaznými (viz Graf X), přesto lze pozorovat hraniční rozdíly a také trend k vyššímu počtu návštěv samčích květů a samičích květů v druhé noci po otevření s dodaným acetoinem. Tyto květy se od sebe v počtu návštěv téměř nelišily (viz Graf 7, C). Tyto dva květy se od nemanipulovaných samičích květů poněkud odlišují (viz Graf 7 A, B, E, F). Nemanipulované samičí květy jsou návštěvností také téměř totožné (viz Graf 7 D). Celkový počet švábů, kteří navštíví květ v průběhu noci, představuje spíše jednotky až desítky návštěv (viz Graf 8).

Průměrná délka návštěv na samičích květech se ani po přidání acetoinu ke květům nijak neprodloužila, viz Graf 8. Délka návštěv je nejdelší na samčích květech, zatímco na samičích květech je průměrná délka návštěv srovnatelná.



Graf 7: počet návštěv švábů na květu v průběhu noci, porovnání různých stádií květů; A samičí květ v první noci kvetení a ve druhé s acetoinem; B samičí květ ve druhé noci kvetení a totéž stádium s acetoinem; C samčí květ a samičí květ ve druhé noci kvetení s acetoinem; D samičí květ v první a ve druhé noci kvetení; E samčí květ a samičí v první noci kvetení; F samčí květ a samičí květ ve druhé noci kvetení; jsou zobrazeny 95% intervaly spolehlivosti



Graf 8: nahoře - počet návštěv švábů na květu v průběhu noci; dole průměrná délka návštěv švábů na květu; A samičí květ ve druhé noci po otevření s experimentálně přidaným acetoinem; B čerstvě otevřený samčí květ; C samičí květ v průběhu první noci po otevření; D samičí květ v průběhu druhé noci kvetení

## 6. Diskuse

Řád švábi (Blattodea) čítá kolem 4600 druhů (Beccaloni, 2014), pokud do tohoto počtu nezapočítáme termity, kteří mezi šváby fylogeneticky patří (Inward et al., 2007). Švábi (dále zmiňováni bez termitů) nejsou příliš zkoumanými živočichy, informace jsou především o několika dobře chovatelných druzích či o škůdcích, o většině dalších druhů není známo téměř nic. Mnou zkoumaný druh *A. platystylata* byl popsán Hebardem v roce 1921 a jediné zmínky o tomto druhu se týkají jeho výskytu a případně habitatu. Proto považuji biologii tohoto švába za významnou součást své diplomové práce, neboť tato data doposud nebyla nikde publikována. Stejně jako nebyly takovéto informace publikovány u většiny dalších druhů švábů a v poslední době jim není věnována příliš velká pozornost. Výjimkou je nově zpracovaná biologie druhu *Eucorydia yasumatsu* Asahina (Corydioidea), která je doplněna i řadou fotografií (Fujita & Machida, 2014). Mezi staršími pracemi na toto téma bych vyzdvihl například dílo Willise a kolektivu (1958), kteří prozkoumali více druhů švábů. Šlo o druhy *Blaberus craniifer*, *Blattella germanica*, *Blattella vaga*, *Blatta orientalis*, *Diploptera punctata*, *Nauphoeta cinerea*, *Periplaneta americana*, *P. australasieae*, *P. brunnea*, *P. fuliginosa*, *Supella longipalpa* a několik dalších druhů.

Páření u švábů probíhá obvykle v pozici zadečky k sobě, v takzvané end-to-end pozici. Páření předchází námluvy, kterých byly popsány tři základní typy. Nejobvyklejší průběh je u námluv typu I. Při tomto typu leze samice na hřbetní stranu zadečku a je tedy nahoře. Podstatně vzácnější je typ II, kdy je naopak nahoře samec, tento případ byl popsán doposud pouze u dvou druhů (*Pycnoscelus indicus* a *Jagrehnia madecassa*; Bell et al., 2007), ale jistě je jich více (vlastní pozorování). Typ III je bez výlezu na záda, kdy ke spojení dojde prostým zacouváním, či při boční pozici (Bell et al., 2007). U švába *A. platystylata* jsem nepozoroval úspěšné námluvy zakončené pářením, proto mohu pouze předpokládat, ke kterému typu se tyto švábi řadí. Typ II lze s jistotou vyloučit, neboť samec lákal samici zdviženými křídly a mírně ohnutým zadečkem, na kterém se samice krmila. Typ námluv není jistý, protože samice může vylézt na zadeček samce, který se s ní poté spáří, což by odpovídalo typu I, nebo by ke spáření mohlo dojít bez výlezu samice na záda samce, což by odpovídalo typu III. Všechny mnou pozorované neúspěšné námluvy končily shodně, a to odehnáním samice samcem. Obvykle odehnání samice předcházelo kontakt samice s jinou částí těla samce, než se hřbetní stranou zadečku. Z tohoto důvodu se domnívám, že u těchto švábů je poněkud vzácnější typ námluv a to typ III, tedy bez výlezu na záda. Ovšem jistotu nemám, protože žádné z pozorovaných námluv nebyly dokončené a neskončily kopulací.

U nalezených, v té době již kopulujících párů, trvalo páření v jednom případě 10 minut a ve druhém 54 minut. Vzhledem k tak velkému rozdílu v délce kopulace předpokládám, že první pár již nějakou dobu kopuloval, když byl objeven. Druhý pár byl pravděpodobně na počátku kopulace, nezdá se mi pravděpodobné, že by byly takto obrovské rozdíly, mezi jednotlivými páry. Po dokončení páření bylo možné spatřit bílý spermatofor, který byl u samice po kopulaci zřetelně viditelný. Spermatofor po nějaké době vyschl a samice jej pozřela. U švábů je známá investice samce do potomstva, kdy samec předává samici dusíkaté látky, které se pak objevují i ve vajíčkách. Předávání dusíku dochází pravděpodobně při kopulaci (Mullins et al., 1992) anebo těsně po ní, kdy se samice nakrmí uráty, které produkuje samec (Schal & Bell, 1982). Na lokalitě Nouragues by měl být ve vodě hojně přítomen anion  $\text{NO}_3^-$  (Sarhou, 2001), takže by švábi nemuseli mít problém s nedostatkem dusíku, ale mohlo by se jednat o jinou výživu, potřebnou pro vytvoření vajíček.

Reprodukce u švábů probíhá různými způsoby, proto Roth a Willis (1957) rozdělili šváby do tří základních skupin s několika podskupinami:

- I. Oviparní druhy, ty dále dělí na druhy:
  1. Odkládající oothéku brzy po jejím vytvoření (ty dále dělí na druhy s oothékou propustnou pro vodu, kde je pro vývin nymf nutná vysoká vlhkost a na oothéky nepropustné s dostatkem vody uvnitř oothéky); nyní je tento typ pojmenován jako oviparie A (Bell et al., 2007).
  2. Odkládající oothéku těsně před vylíhnutím nymf; oviparie B (Bell et al., 2007).
- II. Ovoviviparní druhy, u kterých je oothéka po vytvoření zatažena zpět do těla samice, kde vajíčka získávají od matky vodu (oothéky dělí na tmavé se silnějšími stěnami a světlé s tenkými stěnami); nyní se dělí podle toho, jestli samice vytváří oothéku (ovoviviparie A) nebo ne (ovoviviparie B), podle Bell, Roth a Nalepa (2007).
- III. Viviparní druhy, mají podobné zacházení s vajíčky, jako je u ovoviviparie, jen vajíčka získávají výživu z těla matky.

U druhu *A. platystylata* nosí samice oothéku jen na začátku vývinu vajíček a poté ji odkládá, proto se jedná o oviparii typu A (dříve 1). Pro oothéku tohoto druhu švába je nutná vysoká

vlhkost, jinak nedojde k úspěšné inkubaci vajíček, proto se domnívám, že jde o oothéku propouštějící vodu, které je uvnitř oothéky jinak nedostatek.

Pokusy zkoumající vztah rostlina – opylovač nejsou až tak vzácné, avšak žádný z pokusů se nevěnoval opylovači tak netypickému, jako je šváb. Jednou z příčin může být dlouhodobá ignorace švábů jako opylovačů, vždyť první případ, kdy je šváb považován za opylovače byl publikován teprve v roce 1997 (Nagamitsu & Inoue) a ani poté nebylo popsáno opylujících švábů výrazně více. Šváb *A. platystylata* je majoritním opylovačem klusie *C. blattophila* (Vlasáková et al., 2008) a je dost možné, že je jejím jediným opylovačem. Při manipulacích s květy v terénu se ukázalo, že experimentálním přidáním acetoinu ke starším samičím květům se zvýší počet návštěv, které na květu vykonají švábi. Tyto květy měly větší množství návštěv, vykonaných šváby, než nemanipulované samičí květy. Rozdíly byly patrné při porovnání s čerstvě rozvitými samičími květy i se samičími květy otevřenými předchozí noc. Tyto rozdíly sice nebyly při porovnání jednotlivých dvojic květů post hoc testem signifikantní, avšak pokud byly porovnávány všechny květy najednou, rozdíl mezi počtem návštěv květů signifikantní byl. Z výsledků terénních manipulací s květy klusie je tedy patrné, že acetoin má vliv na chování opylovačů. Tento vliv se projevuje až v určitém množství produkovaného acetoinu, neboť samičí květy v první noci kvetení tuto chemikálii produkují rovněž, ale ve výrazně menší koncentraci než květy samčí. To může být důvodem, proč pro šváby nejsou tolik atraktivní různá stadia samičích květů. Přidáním acetoinu, k jinak ne příliš zajímavým starším samičím květům, se tedy zvýšil počet návštěv šváby až na úroveň návštěvnosti samčích květů. To odpovídá pokusům Vlasákové a kolektivu (2008) s koncentrací acetoinu, kdy byla za pomoci elektroantennogramu prozkoumána odpověď tykadla švába na různé koncentrace acetoinu. Švábi lépe reagovali na vyšší koncentraci acetoinu v roztoku. Acetoin samotný sice zvýšil počet návštěv na samičích květech, ale na samčích květech je pro šváby nějaký atraktant, který prodlužuje délku jejich návštěv na květech. Protože samotný acetoin očividně nemá vliv na délku návštěvy na květu (viz Graf 8). Atraktantem, prodlužujícím délku návštěvy na květu, bude zřejmě možnost získání potravy. Protože zatímco samčí květy mají vyvinutá nektaria, samičí květy nektaria nemají. Navíc by se švábi, na samčích květech, mohli živit také pylem, což se ale nepotvrdilo.

Laboratorní ani terénní pokusy s vůněmi neposkytly signifikantní výsledky, které by prokázaly preference potravy ošetřené vůní květů či acetoinem, vůči potravě kontrolní. Přesto lze pozorovat jistý trend, tedy mírně vyšší návštěvnost, jak u samčích květů, tak i u samotného acetoinu. Najímaná vůně čerstvých samičích květů se nezdála švábům příliš

atraktivní a návštěvnost takto označené potravy byla shodná s návštěvností potravy kontrolní. Zajímavé je, že během podobného pokusu v terénu, ale s živými květy, nikoli jen s najímanou vůní, se rozdíl mezi samčími a samičími květy nevyskytoval. Navíc se zdálo, že švábi preferují potravu, pod níž byl umístěn samičí květ oproti potravě kontrolní. Bohužel jsem těchto pokusů provedl malý počet, proto nelze říci, zda se opravdu jednalo o preferenci, či o náhodný výsledek, několika málo pokusů. Švábi reagovali v terénním pokusu jak na samčí tak i na samičí vůni květu, bez zřetelného rozdílu, vzhledem k nízkému N u pokusů s vůní živých květů vůči kontrole nelze s jistotou říci, jestli švábi lépe reagovali na vůně oproti kontrole, ale návštěvnost v těchto pokusech se zdála být v lepším poměru pro potravu s vůní květů oproti potravě kontrolní. Švábi v terénním pokusu byli mnohem aktivnější, než švábi v pokusech v laboratoři, což mohlo způsobit jejich časté přebíhání mezi potravy či jejich ochotu se krmit na první potravě, kterou našli. Toto mohl být jeden z důvodů, proč se nelišily potraviny s vůní samčího a samičího květu. Dalším problémem pokusů s živými květy mohlo být šíření vůně v aréně, kdy se vůně mohly šířit pokaždé jinak, kvůli měnícímu se počasí. Pokusy sice probíhaly pod střechou chatek, ale ty nemají stěny, takže interakce s okolním prostředím je značná.

Pro nedostatek jedinců, vhodných pro arénové pokusy, jsem byl nucen používat jedince v pokusu opakovaně. Proto by jednou z námitek, vyvracející trend k afinitě k vůni květů, mohla být možnost učení se. Tomuto jsem se snažil zabránit jednak střídáním místa, kde byla potrava označená vůní a také, bylo-li to možné, střídáním ošetření, na kterou byla daná skupina testována.

Dalším z problémů při pokusech s výběrem potravy může být vytváření agregací, které je u švábů běžné (Bell et al., 2007). Švábi jsou známí vytvářením agregací například při vyhledávání úkrytů (Deneubourg et al., 2002) či potravy (Lihoreau et al., 2010). Pokus s rozhodováním při vyhledávání potravy byl proveden podobným způsobem, jakým jsem jej prováděl já, pouze měli k dispozici větší množství švábů (pokusným švábem byl rus domácí, *Blattella germanica*). Švábi byli do arény vloženi v boxu, který měli rusi opustit dobrovolně, což se mi u *A. platystylata* během úvodních pokusů neosvědčilo. Švábi *A. platystylata* totiž odmítali box opouštět a zůstávali v něm. Rusi se shromažďují ve větším množství na jedné potravě, i když druhá potrava je stejně kvalitní (Lihoreau et al., 2010). Za předpokladu, že švábi *A. platystylata* mají také tendenci se shlukovat, budou výsledky mých pokusů ovlivněny tímto chováním. To může mít za následek, že jedinec, který jako první nalezne potravu, ovlivní i další kusy, pro které bude větší motivací se agregovat, než preference pro vůni květů

klusie, nebo naopak mohou navyšovat počet jedinců domněle přilákaných vůní. U švábů existují rozdíly v ochotě vytvářet agregace. Zatímco například druh *Eublaberus posticus* a *E. distandti* vytvářejí agregace ochotně, u druhu *Princisia vanwaerbecki* již tato tendence není tak silná. Navíc mohou být také výrazné mezipohlavní rozdíly v rámci jednoho druhu, samci se u některých druhů agregují méně ochotně než samice (Varadínová et al., 2010). Vytváření agregace a ochota švábů snášet ve své blízkosti jiné jedince stejného druhu také může záviset na relativní vzdušné vlhkosti. Švábi (konkrétně rus domácí) mají mezi sebou menší rozestupy a jsou spíše ochotní tolerovat kontakt se sousedním jedincem v sušším prostředí (Dambach & Goehlen, 1999). Švábi druhu *A. platystylata* jsou podle mých pozorování spíše nekontaktním druhem, který nevyhledává přímý kontakt s jedinci vlastního druhu. Nejlépe byl tento jev patrný při transportu švábů, kdy se v plném boxu jedinci rozestavěli tak, aby kolem sebe měli dostatek prostoru a nedocházelo ke kontaktu tykadly či jinou částí těla s okolními jedinci.

Celkově se dá říci, že šváb *A. platystylata* není při pokusech příliš aktivní a ani vyhladovělí švábi nemají příliš velkou tendenci aktivně shánět potravu. Navíc se během experimentů ukázali jako velmi agresivní. Díky agresivitě se na potravě mohl krmit jen omezený počet jedinců. Pokud se švábů na potravě sešlo více, než kolik se jich mohlo krmit bez kontaktu s tělem souseda, došlo obvykle k roztržce, která končila hromadným exodem z potravy, na které často nezůstal nikdo či pouze jediný nejagresivnější šváb (nebo nejhladovější). Roztržky mezi jednotlivými šváby bylo možné pozorovat i na květech v přírodě i na potravě v chovu, kde k ní ale měli neustálý přístup. Agresivní chování považuji za nejdůležitější, co se týče omezeného množství krmicích se jedinců. Po nějaké době pokusu dochází k nasycení počtu švábů na potravě, které lze pozorovat na grafech 3 a 5. Ale k nasycení křivky krmicích se švábů docházelo i u méně agresivních švábů (viz Lihoreau et al., 2010), kde mohl být limitujícím faktorem spíše počet jedinců ochotných se krmit.

Během behaviorálních pokusů v terénu jsem zaznamenal mnohem větší aktivitu všech švábů. Především díky zvýšené letové aktivitě dospělců, jsem v terénních pokusech musel vyřadit všechny tyto jedince. V laboratorních pokusech nebyl s létáním dospělců kupodivu problém a švábi zůstávali v aréně. Jejich letová aktivita se, po dovezení do České republiky, a umístění v chovech, poměrně rychle snížila a časem přestali dospělci téměř jevit snahu o odlétnutí. Proto jsem je mohl zařadit do pokusu. Dospělci jsou ale větší než nymfy, což zase mohlo ovlivnit množství krmicích se jedinců na té které potravě, avšak výsledky se (viz grafy 3 a 5) se nezdají příliš rozdílné, co se týče počtu krmicích se jedinců.

Švábi *A. platystylata* jsou na lokalitě Nouragues inselberg velmi hojní. Tito švábi mají noční aktivitu a přes den se skrývají v úkrytu. Proto je v průběhu dne bylo možné vyplašit prohrabáním opadaných listů klusí a jiných keřů. V průběhu noci jsem tyto šváby pozoroval jak na keřích klusie, tak i na dalších rostlinách. Švábi *A. platystylata* byli také hojní na samotné skále, kde je jediným porostem vrstva sinic, kterými se také živili. Lokalita bude zřejmě poměrně chudá na nutričně výhodnou potravu, neboť švábi ihned nalézali jakékoliv zbytky lidmi nesnědené potravy, po nějaké době je bylo možné nalézt na konzervách či příborech zanechaných na skále. Proto se domnívám, že jde o generalistu, schopného žít se téměř čímkoli stravitelným. Velkou abundanci na lokalitě Nouragues inselberg a ochotu se žít téměř čímkoli považuji za největší predispozici švába *A. platystylata* k tomu, aby se stal opylovačem klusie *C. blattophila*. Rostlina poskytuje jako odměnu nektar, ale nektaria jsou vyvinutá jen u samčích květů, což je zřejmě důvod k delším návštěvám švábů na samčích květech než na samičích.

Při porovnání velikosti švábů *A. platystylata* naměřených Hebardem (1921) s mými výsledky naměřenými na jedincích sbíraných na lokalitě Nouragues inselberg, se jedinci z této lokality zdají nepatrně menší než z ostatních lokalit (viz Tab. 2; kapitola 5.1.1.). Jednou z možných příčin by mohl být rozdíl v měřeném materiálu. Mnou přeměřované vzorky byly uloženy v lihu, zatímco Hebard měl k dispozici mimo jiné i muzejní materiál. Přesto se vyskytují rozdíly i v pevných strukturách, jakými jsou například křídla či pronotum. Data ovšem mohou být zkreslená i tím, že se jedná pouze o hraniční hodnoty, nikoli průměr. Domnívám se, že švábi jsou na lokalitě Nouragues inselberg doopravdy menší, než na jiných místech areálu výskytu uváděných Hebardem (1921), protože se jedná o extrémní stanoviště a pravděpodobně zde švábi nemají příliš nutričně bohatou potravu. Ve střešní trávenině jsem pozoroval sinice a řasy a trichomy rostlin, což zřejmě nebude příliš výživná potrava. Bohužel se mi během terénního výzkumu nepodařilo nalézt tento druh na jiné lokalitě, přesto že tento druh má být hojný (Hebard, 1926).

U mnou zkoumaného druhu švába nebyly doposud popsány žádné žlázy. V rodu *Amazonina* by se podle Rotha (1969) měl vyskytovat nejméně jeden druh, u kterého jsou u samců přítomné modifikace na hřbetní straně zadečku. Vzhledem k tomu, že s touto modifikací má být spojená žláza, jejíž výměšky samice ožírání před kopulací, neměla by tato modifikace a také žláza být přítomná u samic. Tento druh rodu *Amazonina* nebyl v článku blíže určen, byl psán jako *Amazonina* n. sp., protože Roth popsal o několik let později druh *A. nidicteridicola* (1973), jednalo se pravděpodobně o tento druh. U druhu *A. platystylata* je na hřbetní straně



zadečku přítomná jistá modifikace, ale zdá se, že je přítomná u obou pohlaví, proto se domnívám, že se nutně nejedná o modifikaci spojenou se žlázou produkující sexuální feromony. V blízkosti této modifikace je možné pozorovat otvory v kutikule, zřejmě se jedná o vyústění tergálních žláz.

Dále se u mnou zkoumaného švába vyskytuje na prvním tergitu evaporatorium, které je známé druhu *Cariblatia personata* (Brossut & Roth, 1977), tento druh patří do stejné podčeledi jako *A. platystylata*. Žláza spojená s tímto evaporatoriem se u *C. personata* vyskytuje mediálně pod prvním tergitem a je párová. U mnou zkoumaného druhu je evaporatorium umístěno laterálně na prvním tergitu a evaporatoria jsou umístěna symetricky. Velikostně zhruba odpovídají těm u druhu *C. personata*. Evaporatoria jsou morfologicky velmi podobná evaporatoriím na hrudi u ploštic (Filshie & Waterhouse, 1969; podle Brossut & Roth, 1977), spojených se žlázou, která má u polokřídлых defenzivní roli a produkuje obranné látky. Brossut & Roth (1977) se domnívají, že u druhu *C. personata* je účel této žlázy podobný. Protože je tato žláza přítomná u obou pohlaví, nebude hrát zřejmě roli při námluvách, ani při lákání partnera. Navíc je tato žláza dobře skrytá pod druhým párem křídel a pravděpodobně bude její výměšek dobře rozptylován při letu. Proto se přikláním k názoru, že jde o defenzivní žlázu, zřejmě sloužící k odrazení predátora od pronásledování odlétajícího švába.

## 7. Závěr

Dle mého názoru se švábi druhu *A. platystylata* nemohou stát a ani nestanou obvyklým laboratorním živočichem, neboť jejich chov a odchov je velmi obtížný. Navíc generační doba je na takto malého živočicha poměrně dlouhá. Jejich chov také znesnadňuje vysoká vnitrodruhová agresivita a vysoká úmrtnost nymf. I přesto, že jsou tyto švábi již druhým rokem chováni v zajetí, jejich počty spíše stagnují a není možné zaručit úspěšné přežívání kolonie i v dalších letech. Další nevýhodou tohoto druhu je poměrně nízká aktivita, toto chování silně znesnadňovalo behaviorální pokusy, které jsem na nich prováděl.

Přes vykonanou práci, na zjištění biologie tohoto druhu švába, jsem si vědom některých chybějících údajů, jako je například počet nymfálních instarů u tohoto druhu. Vzhledem k obtížnosti chovu a křehkosti čerstvě vylíhlých nymf jsem tuto informaci nezkoumal. Dále by bylo vhodné zdokumentovat kompletní námluvy a délku páření, což se mi doposud nepodařilo.

## 8. Citovaná literatura

- Abed D, Tokro P, Farine J-P & Brossut R (1993) Pheromones in *Blattella germanica* and *Blaberus craniifer* (Blaberoidea): Glandular source, morphology and analyses of pheromonally released behaviours. *Chemoecology* 4: 46-54.
- Anderson SH (2003) The relative importance of birds and insects as pollinators of the New Zealand flora. *New Zealand Journal of Ecology* 27: 83-94.
- Andersson S, Nilsson LA, Groth I & Bergstrom G (2002) Floral scents in butterfly-pollinated plants: possible convergence in chemical composition. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 129-153. doi:10.1046/j.1095-8339.2002.00068.x.
- Antonio Crespo F, Del Carmen Valverde A & Sandra Iglesias M (2010) Catalogue of Blattaria (Insecta) from Argentina. *Zootaxa*: 1-33.
- Ashman T-L, Bradburn M, Cole DH, Blaney BH & Raguso RA (2005) The scent of a male: the role of floral volatiles in pollination of a gender dimorphic plant. *Ecology* 86: 2099-2105.
- Ayasse M, Schiestl FP, Paulus HF, Ibarra F & Francke W (2003) Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270: 517-522.
- Baldwin IT, Preston C, Euler M & Gorham D (1997) Patterns and consequences of benzyl acetone floral emissions from *Nicotiana attenuata* plants. *Journal of Chemical Ecology* 23: 2327-2343. doi:10.1023/B:JOEC.0000006677.56380.cd.
- Ball ED, Tinkham ER, Flock R & Vorhies CT (1942) *The Grasshoppers and Other Orthoptera of Arizona*.
- Barriault I, Barabe D, Cloutier L & Gibernau M (2010) Pollination ecology and reproductive success in Jack-in-the-pulpit (*Arisaema triphyllum*) in Quebec (Canada). *Plant Biology* 12: 161-171. doi:10.1111/j.1438-8677.2009.00192.x.
- Beccaloni GW (2014) Cockroach Species File Online, Version 5.0/5.0, World Wide Web electronical publication. <<http://Cockroach.speciesfile.org/>> [accessed 3 July 2015].
- Bell WJ, Roth LM & Nalepa CA (2007) *Cockroaches: ecology, behavior, and natural history*. JHU Press.
- Benn MH, Hutchins RFN, Folwell R & Cox J (1977) Defensive scent of Black Stink-roach *Platyzoisteria novaeseelandiae*. *Journal of Insect Physiology* 23: 1281-1284. doi:10.1016/0022-1910(77)90071-3.
- Bestmann HJ, Winkler L & von Helversen O (1997) Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated plants. *Phytochemistry* 46: 1169-1172.
- Boyden TC (1983) Mimicry, predation and potential pollination by the matispid, *Climaciella brunnea* var. *instabilis* (Say) (Mantispidae, Neuroptera). *Journal of the New York Entomological Society* 91: 508-511.
- Brossut R (1973) Evolution du système glandulaire exocrine céphalique des Blattaria et des Isoptera. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 2: 35-54.
- Brossut R (1983) Allomonal secretions in cockroaches. *Journal of Chemical Ecology* 9: 143-158. doi:10.1007/bf00987778.
- Brossut R & Roth LM (1977) Tergal modifications associated with abdominal glandular cells in Blattaria. *Journal of Morphology* 151: 259-297. doi:10.1002/jmor.1051510206.
- Brossut R & Sreng L (1980) Comparative ultrastructure of abdominal endocrine glands of Blattaria (Dictyoptera). *International Journal of Insect Morphology & Embryology* 9: 199-213. doi:10.1016/0020-7322(80)90015-x.
- Brown M, Downs CT & Johnson SD (2011) Covariation of flower traits and bird pollinator assemblages among populations of *Kniphofia linearifolia* (Asphodelaceae). *Plant Systematics and Evolution* 294: 199-206. doi:10.1007/s00606-011-0443-1.

- Brown WL (1968) An hypothesis concerning the function of the metapleural glands in ants. *American Naturalist* 188-191.
- Bruijning C (1959) The Blattidae of Surinam. *Studies on the Fauna of Suriname and other Guyanas* 2: 1-103.
- Christianini AV, Forzza RC & Buzato S (2013) Divergence on floral traits and vertebrate pollinators of two endemic *Encholirium bromeliads*. *Plant Biology* 15: 360-368. doi:10.1111/j.1438-8677.2012.00649.x.
- Clinebell RR, Crowe A, Gregory DP & Hoch PC (2004) Pollination ecology of *Gaura* and *Calylophus* (Onagraceae, Tribe Onagreae) in western Texas, USA. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91: 369-400.
- Daly HV, T. DJ & Purcel III AH (1998) *Introduction to insect biology and diversity*. 2 edn. Oxford University Press.
- Dambach M & Goehlen B (1999) Aggregation density and longevity correlate with humidity in first-instar nymphs of the cockroach (*Blattella germanica* L., Dictyoptera). *Journal of Insect Physiology* 45: 423-429.
- de Melo Versieux L, Acosta AL, Jordão AL, Zidko A & Maia UM (2014) Floral biology, morphology and ecological niche modelling of *Caraipa grandifolia* (Calophyllaceae), an important Amazonian floodplain tree *Biologia floral, morfologia e modelagem ecológica de nicho de Caraipa grandifolia* (Calophyllaceae), uma árvore importante das planícies inundáveis amazônicas. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais* 9: 465-479.
- de Oliveira CM, Porto A, Bittrich V, Vencato I & Marsaioli AJ (1996) Floral resins of *Clusia* spp.: chemical composition and biological function. *Tetrahedron Letters* 37: 6427-6430.
- Deneubourg JL, Lioni A & Detrain C (2002) Dynamics of aggregation and emergence of cooperation. *Biological Bulletin* 202: 262-267. doi:10.2307/1543477.
- Di Giusto B, Bessi re JM, Gueroult M, Lim LB, Marshall DJ, Hossaert-McKey M & Gaume L (2010) Flower-scent mimicry masks a deadly trap in the carnivorous plant *Nepenthes rafflesiana*. *Journal of Ecology* 98: 845-856.
- D tterl S, F ssel U, J rgens A & Aas G (2005) 1, 4-Dimethoxybenzene, a floral scent compound in willows that attracts an oligolectic bee. *Journal of chemical ecology* 31: 2993-2998.
- D tterl S, Jahre  K, Jhumur US & J rgens A (2012) Temporal variation of flower scent in *Silene otites* (Caryophyllaceae): a species with a mixed pollination system. *Botanical Journal of the Linnean Society* 169: 447-460.
- D tterl S & Sch ffler I (2007) Flower scent of floral oil-producing *Lysimachia punctata* as attractant for the oil-bee *Macropis fulvipes*. *Journal of chemical ecology* 33: 441-445.
- Farine J-P, Sirugue D, Abed-Vieillard D, Everaerts C, Le Quere J-L, Bonnard O & Brossut R (2007) The male abdominal glands of *Leucophaea maderae*: Chemical identification of the volatile secretion and sex pheromone function. *Journal of Chemical Ecology* 33: 405-415. doi:10.1007/s10886-006-9224-7.
- Farine JP, Semon E, Everaerts C, Abed D, Grandcolas P & Brossut R (2002) Defensive secretion of *Therea petiveriana*: Chemical identification and evidence of an alarm function. *Journal of Chemical Ecology* 28: 1629-1640. doi:10.1023/a:1019932630787.
- Fiala B, Meyer U, Hashim R & Maschwitz U (2011) Pollination systems in pioneer trees of the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 935-953. doi:10.1111/j.1095-8312.2011.01680.x.
- Filshie B & Waterhouse D (1969) The structure and development of a surface pattern on the cuticle of the green vegetable bug *Nezara viridula*. *Tissue and Cell* 1: 367-385.\*

- Fujita M & Machida R (2014) Reproductive biology and postembryonic development of a polyphagid cockroach *Eucorydia yasumatsui* Asahina (Blattodea: Polyphagidae). *Arthropod systematics & phylogeny* 72: 193-211.
- Galen C & Newport MEA (1988) Pollination quality, seed set, and flower traits in *Polemonium viscosum*: complementary effects of variation in flower scent and size. *American Journal of Botany*: 900-905.
- Gardner-Gee R, Dhami MK, Paulin KJ & Beggs JR (2014) Can Alternative Sugar Sources Buffer Pollinators From Nectar Shortages? *Environmental Entomology* 43: 1514-1525.
- Gordh G & Headrick D (2001) *A Dictionary of Entomology*: CABI Publishing, USA, pp. 1-1032.
- Grimaldi D & Engel MS (2006) *Evolution of the Insects*. II. edn. Cambridge University Press, Hong Kong.
- Grimaldi M & Riéra B (2001) *Geography and Climate*, Vol. 80: Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest (ed. by F Bongers, P Charles-Dominique, P-M Forget & M Théry) Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 9-18.
- Gullan PJ & Cranston PS (2005) *The Insects an outline of entomology*. 3 edn. Blackwell publishing Ltd, United Kingdom.
- Hagerup E & Hagerup O (1953) Thrips Pollination of *Erica tetralix*. *New Phytologist* 52: 1-7.
- Hansen DM, Beer K & Muller CB (2006) Mauritian coloured nectar no longer a mystery: a visual signal for lizard pollinators. *Biology Letters* 2: 165-168.  
doi:10.1098/rsbl.2006.0458.
- Hebard M (1921) South American Blattidae from the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 73: 193-304.
- Hebard M (1926) The Blattidae of French Guiana. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 78: 135-244.
- Hebard M (1929) Previously unreported tropical american Blattidae (Orthoptera) in the British Museum. *Transactions of the American Entomological Society*: 345-388.
- Hochwallner H, Vogel S, Huber W, Hammel B & Weber A (2012) Aspects of reproductive ecology of *Clusia valerioi* Standl. and *Clusia peninsulae* Hammel (sp. nov.), two Central American species of Clusiaceae with resin flowers. *Plant Biology* 14: 198-207.
- Hugel S, Micheneau C, Fournel J, Warren BH, Gauvin-Bialecki A, Pailler T, Chase MW & Strasberg D (2010) *Glomeremus* species from the Mascarene islands (Orthoptera, Gryllacrididae) with the description of the pollinator of an endemic orchid from the island of Reunion. *Zootaxa*: 58-68.
- Inward D, Beccaloni G & Eggleton P (2007) Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology letters* 3: 331-335.
- Ishida C, Kono M & Sakai S (2009) A new pollination system: brood-site pollination by flower bugs in *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Annals of Botany* 103: 39-44.  
doi:10.1093/aob/mcn212.
- Ishii S (1970) An Aggregation Pheromone of the German Cockroach, *Blattella germanica* (L.): 2. Species Specificity of the Pheromone. *Applied entomology and zoology* 5: 33-41.
- Ishii S & Kuwahara Y (1967) An Aggregation Pheromone of the German Cockroach *Blattella germanica* L.(Orthoptera: Blattellidae): I. Site of the Pheromone Production. *Applied Entomology and Zoology* 2: 203-217.

- Ivancic A, Rounsard O, Garcia JQ, Lebot V, Pochyla V & Okpul T (2005) Thermogenic flowering of the giant taro (*Alocasia macrorrhizos*, Araceae). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 83: 647-655. doi:10.1139/b05-040.
- Jürgens A, Witt T & Gottsberger G (2002) Flower scent composition in night-flowering *Silene* species (Caryophyllaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 30: 383-397.
- Karlson P & Butenandt A (1959) Pheromones (Ectohormones) in Insects. *Annual Review of Entomology* 4: 39-58. doi:10.1146/annurev.en.04.010159.000351.
- Kawakita A & Kato M (2002) Floral biology and unique pollination system of root holoparasites *Balanophora kuroiwai*, and *B. tobiracola* (Balanophoraceae). *American Journal of Botany* 89: 1164-1170. doi:10.3732/ajb.89.7.1164.
- Larpin D (2001) The Low Forest (Nouragues Inselberg): Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest (ed. by F Bongers, P Charles-Dominique, P-M Forget & M Théry) Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 47-63.
- Lihoreau M, Deneubourg J-L & Rivault C (2010) Collective foraging decision in a gregarious insect. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 1577-1587. doi:10.1007/s00265-010-0971-7.
- Majetic CJ, Raguso RA, Tonsor SJ & Ashman T-L (2007) Flower color-flower scent associations in polymorphic *Hesperis matronalis* (Brassicaceae). *Phytochemistry* 68: 865-874.
- Matmon A, Mushkin A, Enzel Y, Grodek T & Team A (2013) Erosion of a granite inselberg, Gross Spitzkoppe, Namib Desert. *Geomorphology* 201: 52-59. doi:10.1016/j.geomorph.2013.06.005.
- Medan D (1994) Reproductive biology of *Frangula alnus* (Rhamnaceae) in southern Spain. *Plant Systematics and Evolution* 193: 173-186. doi:10.1007/bf00983549.
- Mesquita RdCG & Franciscon CH (1995) Flower visitors of *Clusia nemorosa* GFW Meyer (Clusiaceae) in an Amazonian white-sand campina. *Biotropica*: 254-258.
- Micheneau C, Fournel J, Warren BH, Hugel S, Gauvin-Bialecki A, Pailler T, Strasberg D & Chase MW (2010) Orthoptera, a new order of pollinator. *Annals of Botany* 105: 355-364. doi:10.1093/aob/mcp299.
- Mitrovský O (2013) Analýza vůní květů *Clusia blattophila*: Faculty of Science (ed. Charles University in Prague, Prague, p. 57.
- Mizuno T, Yamaguchi S, Yamamoto I, Yamaoka R & Akino T (2014) "Double-trick" Visual and Chemical Mimicry by the Juvenile Orchid Mantis *Hymenopus coronatus* Used in Predation of the Oriental Honeybee *Apis cerana*. *Zoological Science* 31: 795-801. doi:10.2108/zs140126.
- Momose K, Hatada A, Yamaoka R & Inoue T (1998a) Pollination Biology of the Genus *Artocarpus*, Moraceae. *Tropics* 7: 165-172.
- Momose K, Nagamitsu T & Inoue T (1998b) Thrips cross-pollination of *Popowia pisocarpa* (Annonaceae) in a lowland dipterocarp forest in Sarawak. *Biotropica* 30: 444-448. doi:10.1111/j.1744-7429.1998.tb00078.x.
- Momose K, Yumoto T, Nagamitsu T, Kato M, Nagamasu H, Sakai S, Harrison RD, Itioka T, Hamid AA & Inoue T (1998c) Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany* 85: 1477-1501. doi:10.2307/2446404.
- Moog U, Fiala B, Federle W & Maschwitz U (2002) Thrips pollination of the dioecious ant plant *Macaranga hullettii* (Euphorbiaceae) in Southeast Asia. *American Journal of Botany* 89: 50-59. doi:10.3732/ajb.89.1.50.
- Morgan DE (2009) Trail pheromones of ants. *Physiological entomology* 34: 1-17.

- Mullins DE, Keil CB & White RH (1992) Maternal and paternal nitrogen investment in *Blatella germanica* (L.) (Dictyoptera, Blattellidae). *Journal of Experimental Biology* 162: 55-72.
- Nagamitsu T & Inoue T (1997) Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed-dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany* 84: 208-213. doi:10.2307/2446082.
- O'Hanlon JC (2014) The Roles of Colour and Shape in Pollinator Deception in the Orchid Mantis *Hymenopus coronatus*. *Ethology* 120: 652-661. doi:10.1111/eth.12238.
- Olesen JM & Knudsen JT (1994) Scent profiles of flower colour morphs of *Corydalis cava* (Fumariaceae) in relation to foraging behaviour of bumblebee queens (*Bombus terrestris*). *Biochemical Systematics and Ecology* 22: 231-237.
- Ômura H & Honda K (2005) Priority of color over scent during flower visitation by adult *Vanessa indica* butterflies. *Oecologia* 142: 588-596.
- Park YC, Kim J-P & Choe JC (2006) Glands of a Korean Wood-eating Cockroach. *Korean J. Sysr. Zoo.* Vol 22: 77-22.
- Perez-Barrales R, Vargas P & Arroyo J (2006) New evidence for the Darwinian hypothesis of heterostyly: breeding systems and pollinators in *Narcissus* sect. *Apodanthi*. *New Phytologist* 171: 553-567. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01819.x.
- Petersson E & Hasselrot AT (1994) Mating and nectar feeding in the psychomyiid cassid fly *Tinodes waeneri*. *Aquatic Insects* 16: 177-187. doi:10.1080/01650429409361553.
- Porembski S (2000) The invasibility of tropical granite outcrops ('inselbergs') by exotic weeds. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 83: 131-137.
- Porembski S (2007) Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Brazilian Journal of Botany* 30: 579-586.
- Porembski S, Seine R & Barthlott W (1997) Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80: 193-199.
- Princis K (1969) Blattariae: Subordo Epilamproidea, Fam.: Blattellidae. Pt. 13: 711-1038 in *Orthopterorum Catalogus*. Ed. M. Beier, W. Junk: The Hague.
- Roth LM (1981) The mother-offspring relationship of some blaberid cockroaches (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Proceedings-Entomological Society of Washington (USA)*.
- Roth LM (1952) The tergal gland of the male cockroach, *Supella supellectilium*. *Journal of Morphology* 91: 469-477.
- Roth LM (1969) The evolution of Male Tergal Glands in the Blattaria. *Annals of the Entomological Society of Amerika* 62: 176-208.
- Roth LM (1973) Brazilian cockroaches found in bird nests, with descriptions of a new genera and species (Dictyoptera, Blattaria, Blaberidae and Blattellidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 75: 1-27.
- Roth LM, Niegisch WD & Stahl WH (1956) Occurrence of 2-Hexenal in the Cockroach *Eurycotis floridana*. *Science* 123: 670-671.
- Roth LM & Stahl WH (1954) Tergal and cercal secretion of *Blatta orientalis* L. J., *Biol. Chem* 208: 327.
- Roth LM & Stay B (1958) The occurrence of para-quinones in some arthropods, with emphasis on the quinone-secreting tracheal glands of *Diploptera punctata* (Blattaria). *Journal of Insect Physiology* 1: 305-318.
- Roth LM & Willis ER (1957) An analysis of oviparity and viviparity in the Blattaria. *Transactions of the American Entomological Society*: 221-238.
- Roth LM & Willis ER (1960) The biotic associations of cockroaches. *Smithsonian miscellaneous collections* 141: 1-470.

- Rust RW (1980) Pollen movement and reproduction in *Arisaema triphyllum*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 107: 539-542. doi:10.2307/2484085.
- Sakai S (2001) Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal tropical forest. American Journal of Botany 88: 1527-1534. doi:10.2307/3558396.
- Sarthou C (1992) Dynamique de la vegetation pionniere sur un inselberg en Guyane francaise. Diploma thesis \*
- Sarthou C (2001) Plant Communities on a Granitic Outcrop: Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest (ed. by F Bongers, P Charles-Dominique, P-M Forget & M Théry) Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 65-78.
- Sarthou C, Villiers J-F, Ponge J-F & Franklin J (2003) Shrub vegetation on tropical granitic inselbergs in French Guiana. Journal of vegetation science 14: 645-652.
- Schal C & Bell WJ (1982) Ecological correlates of paternal investment of urates in a tropical cockroach. Science 218: 170-173. doi:10.1126/science.218.4568.170.
- Schiestl FP (2010) The evolution of floral scent and insect chemical communication. Ecology Letters 13: 643-656.
- Sirugue D, Bonnard O, Le Quere J-L, Farine J-P & Brossut R (1992) 2-Methylthiazolidine and 4-ethylguaiaicol, male sex pheromone components of the cockroach *Nauphoeta cinerea* (dictyoptera, blaberidae): A reinvestigation. Journal of chemical ecology 18: 2261-2276.
- Song B, Niu Y, Stoecklin J, Chen G, Peng D-L, Gao Y-Q & Sun H (2015) Pollinator attraction in *Cornus capitata* (Cornaceae): the relative role of visual and olfactory cues. Journal of Plant Ecology 8: 173-181. doi:10.1093/jpe/rtv012.
- Sreng L (2006) Cockroach tergal glands producing female sex attractant pheromones and male aphrodisiacs in particular in the subfamily Blaberinae (Blattaria : Blaberidae). European Journal of Entomology 103: 817-829.
- Sreng L, Leoncini I & Clement JL (1999) Regulation of sex pheromone production in the male *Nauphoeta cinerea* cockroach: Role of brain extracts, corpora allata (CA), and juvenile hormone (JH). Archives of Insect Biochemistry and Physiology 40: 165-172. doi:10.1002/(sici)1520-6327(1999)40:4<165::aid-arch1>3.0.co;2-5.
- Stay B & Roth LM (1962) The colleterial glands of cockroaches. Annals of the Entomological Society of America 55: 124-130.
- Tan K-H, Nishida R & Toong Y-C (2002) Floral synomone of a wild orchid, *Bulbophyllum cheiri*, lures Bactrocera fruit flies for pollination. Journal of chemical ecology 28: 1161-1172.
- Terry I (2001) Thrips and weevils as dual, specialist pollinators of the Australian cycad *Macrozamia communis* (Zamiaceae). International Journal of Plant Sciences 162: 1293-1305. doi:10.1086/321929.
- Varadínová Z, Stejskal V & Frynta D (2010) Patterns of aggregation behaviour in six species of cockroach: comparing two experimental approaches. Entomologia experimentalis et applicata 136: 184-190.
- Vlasáková B & Gustafsson MHG (2011) *Clusia blattophila* sp nov (Clusiaceae) from an inselberg in French Guiana. Nordic Journal of Botany 29: 178-181. doi:10.1111/j.1756-1051.2011.01061.x.
- Vlasáková B, Kalinova B, Gustafsson MHG & Teichert H (2008) Cockroaches as pollinators of *Clusia* aff. *sellowiana* (Clusiaceae) on inselbergs in French Guiana. Annals of Botany 102: 295-304. doi:10.1093/aob/mcn092.



- Vlasáková B (2015) Density dependence in flower visitation rates of cockroach-pollinated *Clusia blattophila* on the Nouragues inselberg, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 31: 95-98.
- Von Helversen O, Winkler L & Bestmann H (2000) Sulphur-containing “perfumes” attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology A* 186: 143-153.
- Walker MK, Howlett BG, Wallace AR, McCallum JA & Teulon DAJ (2011) The diversity and abundance of small arthropods in onion, *Allium cepa*, seed crops, and their potential role in pollination. *Journal of Insect Science* 11.
- Wallbank B & Waterhouse D (1970) The defensive secretions of *Polyzosteria* and related cockroaches. *Journal of Insect Physiology* 16: 2081-2096.
- Waterhouse D & Wallbank B (1967) 2-Methylene butanal and related compounds in the defensive scent of *Platyzosteria* cockroaches (Blattidae: Polyzosteriinae). *Journal of insect physiology* 13: 1657-1669.
- Whitaker AH (1987) The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *New Zealand Journal of Botany* 25: 315-328.
- Willis ER, Riser GR & Roth LM (1958) Observations on reproduction and development in cockroaches. *Annals of the Entomological Society of America* 51: 53-69.
- Wong BB & Schiestl FP (2002) How an orchid harms its pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 269: 1529-1532.
- Xiao Z & Lu JR (2014) Generation of Acetoin and Its Derivatives in Foods. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 62: 6487-6497. doi:10.1021/jf5013902.
- Yates C, Hopper S & Taplin R (2005) Native insect flower visitor diversity and feral honeybees on jarrah (*Eucalyptus marginata*) in Kings Park, an urban bushland remnant. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 88: 147-153.

\* Sekundární citace